

VERHANDELINGEN  
KONINKLIJKE VLAAMSE ACADEMIE VOOR  
WETENSCHAPPEN, LETTEREN EN SCHONE KUNSTEN  
VAN BELGIË



KLASSE DER  
WETENSCHAPPEN

VERHANDELING

N<sup>r</sup> 56

1958

PALEIS DER ACADEMIËN — HERTOGELIJKE STRAAT, 1  
BRUSSEL

ALLOMETRISCHE EN BIOMETRISCHE BESCHOUWINGEN  
OVER HET POLYMORFISME  
BIJ ENKELE MIERENSOORTEN

ALLOMETRISCHE EN BIOMETRISCHE  
BESCHOUWINGEN OVER HET  
POLYMORFISME  
BIJ ENKELE MIERENSOORTEN

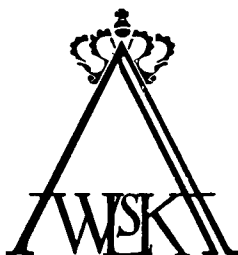
(HYM. FORMICIDAE)

*Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery,  
*Formica (Formica) rufa piniphila* Schenck en  
*Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* Latreille.

DOOR

**J. K. A. van BOVEN**

Zoölogisch Instituut van de Universiteit te Leuven



1958

PALEIS DER ACADEMIËN — HERTOGEIJKE STRAAT, 1  
BRUSSEL

## INLEIDING

Onder polymorfisme verstaat men de eigenschap van een soort om zich in verscheidene, scherp gescheiden vormen te differentiëren, die ieder een bepaalde functie hebben. Deze vormen komen als nakomelingen van hetzelfde ouderpaar, min of meer regelmatig voor in iedere generatie of tenminste in bepaalde generaties (FOREL, 1894; VIEHMEYER, 1923 e.a.).

De familie der *Formicidae* bezit deze eigenschap in hoge mate. Alle soorten, uitgezonderd de parasitaire species, vertonen een duidelijk trimorfisme, d.w.z. zij bestaan uit drie afzonderlijke, scherp afgescheiden kasten, nl. Mannetjes, Wijfjes en Werksters.

Naast dit normale trimorfisme, kunnen in ieder van deze kasten nog zeer verschillende vormen optreden. Men spreekt in het eerste geval gewoonlijk van de drie t y p i s c h e vormen, terwijl de verder doorgevoerde splitsing in iedere kaste afzonderlijk, als a t y p i s c h e vormen bestempeld worden (DONISTHORPE, 1927; ESCHERICH, 1917 en WHEELER, 1908 en 1926).

Deze rijkdom aan vormen volgt bij mieren echter geen bepaald schema, maar hij treedt uiterst grillig en vaak zeer gecompliceerd op. Hij kan zelfs geheel verschillen van soort tot soort.

Beschouwen wij alleen de werksterkaste, dan ontmoeten wij hier een uitgebreide schaal van mogelijkheden. De werksters kunnen niet alleen sterk verschillen in lichaamslengte, maar ook in vorm. Op grond van deze differentiaties maakt men een onderscheid tussen volledig en onvolledig polymorfisme.

O n v o l l e d i g, wanneer de verschillende morfen niet scherp van elkander gescheiden zijn, maar door tussenvormen onderling verbonden zijn. Het onderscheid tussen de grootste en kleinste werkster kan zeer groot zijn, maar deze extremen lopen geleidelijk in elkaar over door een lange reeks van tussenschakels.

V o l l e d i g, wanneer de arbeidster-kaste bestaat uit twee geheel verschillende vormen, waartussen geen enkele overgangsvorm te vinden is. Wij hebben in dit geval te doen met een zuivere dimorfe kaste, waarvan men de groep met de grootste werksters gewoonlijk „soldaat” noemt (GOETSCH, 1940).

M o n o m o r f daarentegen zijn die soorten, waarvan de werksterkaste alleen arbeidsters omvat van een bepaalde grootte.

Naast deze splitsing kan een mierenkolonie nog allerlei atypische



neenvormen bezitten. Deze tussenvormen zijn vaak te wijten aan parasitaire oorsprong en komen niet regelmatig of algemeen in het nest voor.

In de hierna volgende bladzijden zullen wij het trimorfisme en polymorfisme bestuderen van de afrikaanse trekmiër, *Dorylus wilverthi* Emery, van de inlandse bosmiër, *Formica rufa piniphila* Schenck, en van de eveneens inlandse glanzende houtmiër, *Lasius fuliginosus* Latreille.

Bij *wilverthi* — evenals trouwens bij alle *Anomma*'s — blijkt het onderscheid tussen de drie kasten, zijn maximum bereikt te hebben. Dit is niet alleen te wijten aan de uitzonderlijke grote lengteschaal, maar ook aan de typische verschillen in vorm.

Het polymorfisme van de werksterkaste van deze trekmiër hebben wij reeds vroeger (VAN BOVEN, 1953) uiteengezet. Wij hebben echter deze studie — die hoofdzakelijk morfologisch was — opnieuw opgenomen, omdat een zuiver en juist inzicht in het polymorfisme van een *Anomma*-kolonie, onontbeerlijk is voor de taxonomie. De systematiek van de afrikaanse trekmiëren is immers zeer verward en duister (RAIGNIER-VAN BOVEN, 1954 en 1955). Tot nu toe waren wij niet in staat een definitieve oplossing voor een revisie voor te stellen.

In 1953 hebben wij eveneens gebruik gemaakt van de allometrische vergelijking, om de toename van de koplengte en breedte t.o.v. de lichaamslengte te onderzoeken.

De thans verkregen resultaten verschillen hiervan volledig. Hoofdzakelijk is dit te wijten aan een geheel gewijzigde werkmethode. In plaats van als uitgangspunt de frequentieverdeling te benutten — in navolging van COHIC (1948), DIXEY & GARDINER (1934) en HUXLEY (1927 en 1932) — zijn wij thans uitgegaan van de zuivere gegevens, zonder een preliminaire indeling. Hoofdstuk I behandelt dit onderwerp uitvoerig. Wij hebben hierin getracht uiteen te zetten, waarom het gebruik van een frequentiecurve als uitgangspunt voor een allometrische studie o.i. onjuist is. Dit geldt heel in het bijzonder voor sterk polymorfe vormen.

Tegelijkertijd hebben wij in deze studie een nieuwe basismaat gekozen. Om verschillende redenen werd hiervoor de lengte van de midden-tibia genomen. De lichaamslengte kan geen geijkte standaardmaat zijn, daar zij de variabele (bijv. de koplengte) kan insluiten. Bovendien kan door fysogastrie deze lengtemaat beïnvloed worden.

Op gelijke wijze werd het polymorfisme bij *piniphila* en *fuliginosus* bestudeerd.

In tegenstelling met de vier fasische allometrie bij *wilverthi*, vertonen de kopmaten bij de inlandse soorten een uitgesproken monofasische toename. Bovendien bleek dat *piniphila* gekenmerkt werd door een lengte-

polymorfisme, terwijl *fuliginosus* een typisch voorbeeld is van een zuivere monomorfe soort, zowel in lengte als in vorm.

Het vergelijkend analytisch onderzoek tussen de drie beschouwde soorten, toonde aan, dat één van de vier fasen bij *wilverthi*, nl. de werkster media voornamelijk gekenmerkt wordt door een lengtepolymorfisme, juist zoals *piniphila*. Het vormpolymorfisme is in dit stadium zeer gering, zodat wij geneigd zijn te spreken van een „allometrische evenwichtstoestand”.

Op grond van deze evenwichtstoestand zullen wij de werkster media kiezen als basis element voor de taxonomie bij de *Anomma*'s. De werkster maior, die een fase van explosieve toename vertegenwoordigt, bezit al te grote fluctuerende eigenschappen. EMERY (1899), FOREL (1904, 1909 en 1916), SANTSCHI (1910, 1911, 1912, 1913, 1921, 1923 en 1930), WASMANN (1904, 1915 en 1918) evenals WHEELER (1922) hebben hoofdzakelijk op deze fase gesteund bij de beschrijving van een *Anomma* vorm. Zodra wij echter de werkster media als vertrekpunt zullen kiezen, zal dit een grote vereenvoudiging tot gevolg hebben.

Bovendien zal hierdoor de systematiek los komen te staan van de kolonie-eigen verschillen, die karakteristiek zijn voor het stadium van de werkster maior. Het waren juist deze fluctuaties, waarop men vaak de nieuwe vormen fundeerde.

Naast deze allometrische studie, hebben wij bij *Formica rufa piniphila*, bij *Lasius fuliginosus* en bij *Formica fusca* de snelheid, waarmee deze soorten zich verplaatsen, onderzocht.

Bij de bosmieren waren onze waarnemingen gericht op de loopsnelheid van uitgaande, niet beladen en niet volgedronken werksters. Bij *fuliginosus* en *fusca* werd de klim- en daalsnelheid onderling vergeleken. De statistische analyse van deze gegevens berust op 712 waarnemingen.

Of *piniphila* een soort, een subspecies of variëteit is, kan betwist worden, terwijl de naam zelf, vanwege prioriteit zou moeten vervallen. Ons standpunt hebben wij toegelicht in Hoofdstuk III.

\* \* \*

De resultaten van ons onderzoek berusten op materiaal dat gedeeltelijk afkomstig is uit Belgisch Congo en gedeeltelijk uit Nederlands Midden-Limburg.

Dank zij de opdracht van het INSTITUUT VOOR WETENSCHAPPELIJK ONDERZOEK IN CENTRAAL AFRIKA (I.W.O.C.A.) en het NATIONAAL INSTITUUT VOOR LANDBOUWKUNDE IN BELGISCH CONGO (N.I.L.C.O.), waren wij in staat om in de loop van 1949 de mierenfauna van het Centraal

Afrikaans Oerwoud te bestuderen in de Concessie van het N.I.L.C.O. Uit het overvloedige materiaal, dat wij daar konden verzamelen, stammen de exemplaren van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, waarop ons onderzoek in de hierna volgende bladzijden zal steunen.

Het zij ons vergund om hier nogmaals onze welgemeende dank te betuigen aan de Directie van beide Instituten, die ons dit onderzoek hebben toevertrouwd en waarvan wij gedurende ons gehele verblijf zoveel bewijzen van steun en bereidwillige hulp mochten ondervinden.

De twee inheemse soorten, *Formica (Formica) rufa piniphila* Schenck en *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* Latreille zijn afkomstig van het landgoed St. Elisabeth, te Heythuizen. Gedurende ruim vijftien jaren werd de rijke mierenfauna van deze bos- en heidestreek door ons onderzocht en geanalyseerd. In de loop van zeven opeenvolgende zomers (1950-1956) hebben wij in dit gebied de waarnemingen verricht en het vereiste materiaal verzameld, waarvan in deze studie zal sprake zijn.

\* \* \*

Bij het begin van dit onderzoek rest ons nog een woord van oprechte dank aan Prof. Dr. H. Koch, die ons steeds met de grootste bereidwilligheid en bevoegde raad ter zijde stond. Onder zijn zeer gewaardeerde leiding kwam deze studie tot stand.

Eveneens gaat onze diepe erkentelijkheid uit naar Prof. Ir. A. Dumon, die in samenwerking met Prof. Dr. H. Koch, de druk van deze studie in de Verhandelingen van de Klasse der Wetenschappen van de KONINKLIJKE VLAAMSE ACADEMIE voor WETENSCHAPPEN, LETTEREN en SCHONE KUNSTEN van BELGIË mogelijk maakte.

## HOOFDSTUK I

### DE BIOMETRISCHE EN ALLOMETRISCHE STUDIE VAN HET POLYMORFISME

#### A. — DE BIOMETRISCHE METHODE

Zodra men een verband ontdekte tussen de grootte der werksters en bepaalde werkzaamheden in of buiten het nest, heeft men tegelijkertijd getracht aan te tonen, dat er werkelijk klassen zouden bestaan in de onderzochte, vaak polymorfe soort.

Reeds in 1886 heeft ADLERZ de typische vorm van de bosmier, nl. *Formica rufa*, in drie verschillende klassen ingedeeld, zonder eigenlijk de vraag op te lossen of deze drie klassen ook werkelijk bij de werksterkaste van *rufa* zouden voorkomen. Hij deelt immers eenvoudigweg — op grond van de kopmaten van de werksters — *Formica rufa* in drie groepen en komt tot de conclusie dat voornamelijk door de „middenmaat” bouw materiaal naar het nest gesleept wordt (65 %) en eveneens dat deze middenklasse het vaakst verschijnt op de straten naar de „bladluis-bomen”. Merkwaardig genoeg zijn daarentegen de kleinste werksters het rijkst vertegenwoordigd tussen het „melkvee” zelf op de takken (64 %).

Dezelfde methode volgen PRICER (1908) en BUCKINGHAM (1911). De eerste verdeelt *Camponotus herculeanus* en *Camponotus herculeanus pictus* in vier groepen. Als groepeerings-indicator gebruiken beiden, zoals ADLERZ, maximale koplengte en breedte.

GOETSCH (1930) deelt de lengteschaal van de graanverzamelende mier *Messor structor* in vier groepen : kleine werksters of dwergen, middelgrote, grote en zeer grote werksters of giganten. Zijn conclusie komt hierop neer dat iedere groep een zekere voorkeur voor bepaalde werkzaamheid aan de dag legt. Bovendien, en dat is een nieuw element, wisselt de werkzaamheid naargelang de mier ouder wordt.

ARNOLDI (1926 en 1928) gaat een stap verder en onderzoekt hij de variabiliteit van een groot aantal taxonomische kenmerken bij enkele soorten, los van bepaalde werkzaamheden en louter om het polymorfe karakter alleen. Op grond van zijn frequentiecurven der kopmaten meent hij (1926), dat de monomorfe *Cardiocondyla stambulowi* een beginnende splitting vertoont in twee groepen. Dezelfde methode bezigt hij later (1928) eveneens voor het genus *Stenamma* Westwood en voor het genus *Rossomyrmex* Arnoldi.

Hetzelfde kunnen wij zeggen van PALENITSCHKO (1927), die zoals ARNOLDI, zijn conclusies fundeert op frequentiecurven van de koplengte. Volgens deze auteur zijn *Myrmica laevinodis* en *Lasius niger*, de bruine wegmier, monomorf. *Formica pratensis* en *Camponotus herculeanus* daarentegen zijn zeer polymorf. Overgangen tussen deze twee extremen zijn volgens hem de gele weidemier, *Lasius flavus* en de grauwwzwarte mier, *Formica fusca*. Bij *pratensis* zou sprake zijn van een beginnende splitsing in twee groepen (grote en kleine werksters), terwijl de werksters van *Camponotus* uiteenvallen in vier groepen. Maar, kort gezegd, PALENITSCHKO geeft nergens een doorslaand bewijs of zijn kurven werkelijk multimodaal zijn of niet. Zijn histogrammen zijn ongetwijfeld betwistbaar.

Ook KIIL (1934) is hiervan overtuigd en tracht dit euvel te ondervangen door de verhouding koplengte/kopbreedte in te voeren. Naast deze twee kopmaten, onderzoekt hij tevens de minimale oogafstand (1). De drie frequentiecurven vertonen bij *Camponotus herculeanus* volgens KIIL duidelijk tweetoppigheid en de bimodaliteit is nog meer uitgesproken bij de frequentiecurve van de verhouding koplengte/kopbreedte. Voornamelijk op grond van deze laatste curve, verdeelt hij de werksterkaste bij *herculeanus* in twee groepen : de smalkoppigen en breedkoppigen. Bij *Formica rufa* neigen de frequentiecurven der kopmaten naar bimodaliteit, die van de verhouding koplengte/kopbreedte daarentegen is duidelijk unimodaal.

## B. — DE ALLOMETRISCHE METHODE

Een volledig nieuw element in het biometrisch onderzoek van het polymorfisme der mieren wordt uitgewerkt door HUXLEY (1927 en 1932). Om een inzicht te krijgen in het polymorfe karakter van de werksterkaste van *Dorylus (Anomma) nigricans* maakt hij gebruik van de logaritmische vergelijking  $Y = bX^k$ , de z.g. allometrische vergelijking.

Voor dit onderzoek verdeelt hij zijn data (267 exemplaren) in zes klassen. Als hij de breedte (2) van het abdomen (X) vergelijkt met de kopbreedte (Y), dan verkrijgt hij voor „k”, alleen berekend op de vier laatste klassen samen, de waarde 1,55.

De reden, waarom hij slechts 1 constante berekende, blijkt uit zijn

---

(1) Wij hebben deze maat overgenomen en komen er bij *Formica rufa piniphila* en *Lasius fuliginosus* op terug.

(2) HUXLEY (1927) spreekt van abdomenlengte, maar we moeten opmerken dat zijn opgaven onmogelijk op de lengte kunnen betrekking hebben. In dit geval zou de lengte van het abdomen kleiner zijn dan de kopbreedte, hetgeen bij alle *Anomma*'s onmogelijk is. Wij moeten dus veronderstellen dat hier sprake is van gasterbreedte. Dit is ook meer in overeenstemming met zijn diagrammen, die op pag. 64 in 1932 worden afgedrukt.

publicatie van 1932, waarin hij opmerkt dat bij *nigricans* een ononderbroken reeks voorkomt van kleinste tot grootste werkster. Deze onafgebroken serie wordt door de myrmekologen volledig willekeurig — aldus HUXLEY — ingedeeld in werkster minima, media en zo voorts tot soldaat maxima. Toch worden deze reeksen, nog steeds volgens deze auteur, gekenmerkt door een relatieve toename van koplengte en breedte.

De waargenomen data van de kopbreedte wijken echter af van de berekende curve bij hoge waarden. Eveneens wijken de kleinste waarden af, daar de (waargenomen) curve zich in tegenovergestelde zin draait, nl. met de holte naar boven. De betekenis hiervan — zo meent HUXLEY — is, indien niet zuiver statistisch, onbekend.

Waarom hij echter alleen de vier laatste klassen — dus de grotere lengtematen — beschouwt, wordt niet vermeld. De eerste klasse steunt op te weinig data en kan daarom niet in de berekening van de constante „k” betrokken worden. De tweede klasse wordt eveneens weggelaten. De reden hiervoor moet gelegen zijn in te grote afwijkingen van de berekende regressielijn, als men uitgaat van de vijf laatste klassen samen.

De resultaten van HUXLEY geven dus geen volledig inzicht in het polymorfe karakter van *nigricans*. Ze hebben alleen betrekking op een welbepaald lengtebereik en zelfs binnen dit bereik voldoet de allometrische constante slechts gedeeltelijk.

DIXEY & GARDINER (1934) onderzoeken eveneens met deze allometrische vergelijking de heterogeniteit van *Messor barbarus* var. *capitatus*, waarbij een volledige gradatie bestaat tussen zeer kleine werksters met kleine koppen en grote soldaten met relatief brede koppen. Ofschoon hun werkwijze nieuwe elementen insluit, geeft ook hun publicatie geen volledig beeld van het polymorfisme van deze graanmier.

Op de eerste plaats is de steekproef klein (slechts 57 individuen) en werden de data van te voren willekeurig in vijf klassen verdeeld. Bovendien werden juist de drie kleinste exemplaren — die een geheel aparte klasse vormde — weggelaten, omwille van mogelijke „error”, vanwege het geringe aantal.

Daartegenover staat dat het monster zo gekozen werd, dat juist de allergrootste en allerkleinste exemplaren goed vertegenwoordigd waren. Als standaardmaat, dus X, dient de lengte van de middentibia. Het abdomen of de thorax kwam hiervoor niet in aanmerking, daar in dit geval de basismaat afhankelijk zou zijn van uiterlijke factoren of bezwaarlijk accuraat meetbaar.

COHIC (1948) maakt evenals DIXEY & GARDINER een combinatie tussen klasindeling en allometrische curve. Hij gaat uit van een frequentiecurve van de kopbreedte (ingedeeld in 61 klassen) van een „prise massive”. Hiermee meent hij te kunnen aantonen dat de werksterkaste van *Dorylus* (*Anomma*) *nigricans* — in tegenstelling met de opvatting van HUXLEY —

ingedeeld kan worden in vier groepen, nl. één werksterkaste en één soldatenkaste, die op haar beurt kan ingedeeld worden in drie groepen, nl. de „microcéphales”, de „mesocéphales” en de „macrocéphales”.

Op grond van deze resultaten berekent hij daarna voor ieder van deze vier groepen de allometrische constante, in verhouding tot de middentibialengte.

Alleen bij de kopbreedte vindt hij vier verschillende waarden voor „k”, in al de overige gevallen, o.a. voor de koplengte, kaaklengte en scapuslengte drie of minder, al verschilt de waarde van de tweede constante „b”. Aan dit laatste verschil hecht COHIC o.i. zeker te veel waarde. Bovendien bewijst zijn methode de discontinuïteit van zijn rechten niet, maar is ze volledig te wijten aan het feit, dat hij zijn constanten berekend heeft voor iedere groep afzonderlijk.

Wij zelf (VAN BOVEN, 1953 en RAINIER-VAN BOVEN, 1954 en 1955) onderzochten bij 854 exemplaren van *Dorylus (Anomma) wilverthi*, de verhouding tussen lichaamslengte en respectievelijk koplengte en breedte. Ook wij kozen als uitgangspunt de frequentiecurve van een statistisch straatmonster uit een grote populatie. Deze curve was zuiver ééntoppig, zodra men maar het aantal klassen beneden de maximale toelaatbare limiet hield.

Op grond van deze ééntoppigheid werd de constante „k” voor het gehele monster samen berekend en vonden wij voor de koplengte een lichte negatieve allometrie ( $k = 0,92$ ) en voor de kopbreedte een positieve allometrie ( $k = 1,17$ ). De berekende waarden van Y kwamen goed overeen met de waargenomen data, alleen bij de allerkleinste exemplaren (in dit geval ca 3 mm) waren lichte afwijkingen. In het algemeen waren de schommelingen rond de berekende regressielijn bij de kopbreedte sterker dan bij de koplengte.

De resultaten, verkregen in deze publicaties, verschillen zeer. Afgezien van het feit dat HUXLEY en COHIC *nigricans* onderzochten en wij *wilverthi*, zijn de afwijkende uitkomsten grotendeels te wijten aan de verschillende methode en aan de verschillende keuze van standaardmaat.

In 1927 zowel als in 1932, gaat HUXLEY uit van de breedte van het abdomen. Deze maat heeft — evenals de lengte — echter grote nadelen, daar de grootte volledig afhankelijk is, zowel van de graad van fysogastrie bij vers gedode of in alcohol geconserveerde exemplaren, als ook van de graad van uitdrogen bij droog geprepareerde individuen. Neemt men deze maat als uitgangspunt, dan zullen de metingen door deze factoren ongunstig beïnvloed worden. Dit geldt nog meer voor de vertegenwoordigers van de subfamilie *Formicinae*, waar fysogastrie bij volgedronken werksters, evenals de passieve fysogastrie bij in alcohol geconserveerde exemplaren, een normaal verschijnsel is. Ook HUXLEY zelf is hiervan later overtuigd, want volgens DIXEY & GARDINER (1934) wordt de lengte

van het abdomen sterk beïnvloed door „its degree of distention at the time of capture”.

Gaat men uit van de lichaamslengte — zoals wij zelf deden o.a. in 1953 — dan sluit men de individuele, variabele gasterlengte niet uit, ofschoon deze grotere lengtemaat misschien wel de ingeslopen fout zou kunnen compenseren. Bovendien is de lichaamslengte in haar geheel vaak moeilijk te meten en kan deze grootheid tegelijkertijd de veranderlijke (dus  $Y$ ) insluiten, zoals het geval is, wanneer men de koplengte met de lichaamslengte vergelijkt.

DIXEY & GARDINER (1934) evenals COHIC (1948) gaan uit van de lengte van de middentibia voor de berekening van al de constanten. Deze standaardmaat, die wij in het vervolg eveneens zullen gebruiken, heeft het grote voordeel dat ze én gemakkelijk accuraat meetbaar is én tegelijkertijd ongevoelig is voor bovengenoemde factoren (3).

Een andere standaardmaat, die o.i. echter afhankelijk  $k$  a n zijn van uitwendige factoren en die zeker lastiger accuraat meetbaar is, is de maximale pronotumbreedte, waarvan WILSON (1953) gebruik maakt (4). Deze auteur maakt een vergelijking tussen de frequentiecurve en de allometrische uitslagen. Bij *Camponotus herculeanus* was de frequentieverdeling van de kopbreedte duidelijk bimodaal (derhalve zoals bij KILL, 1934), maar de allometrische toename van deze breedte is zonder twijfel monofasisch. Eén kritisch punt vertoont o.a. de gebroken rechte van *Atta texana*, terwijl de frequentiecurve misschien bimodaal is. De scapus van *Oecophylla smaragdina* vertoont een drie fasische allometrie, de frequentiecurve van de thoraxlengte (!) is zuiver bimodaal.

## C. — DE NADELEN VAN DE FREQUENTIEVERDELING

Gaat men uit van een frequentieverdeling voor de berekening van de allometrische constante, dan zou uit haar uni- of multimodaliteit onmiddelijk het aantal constanten volgen, dat men moet berekenen. Op het eerste gezicht lijkt hiermee het vraagstuk opgelost, maar in de praktijk blijkt, dat een berekening langs deze weg — tenminste bij sterk polymorfe populaties — weinig bevredigende resultaten geeft. Dit hangt o.i. samen met drie factoren, die wij achtereenvolgens zullen behandelen.

### I. — De modaliteit van de frequentiecurve

Nemen wij als eerste voorbeeld een monster van *Dorylus* (*Anomma*)

---

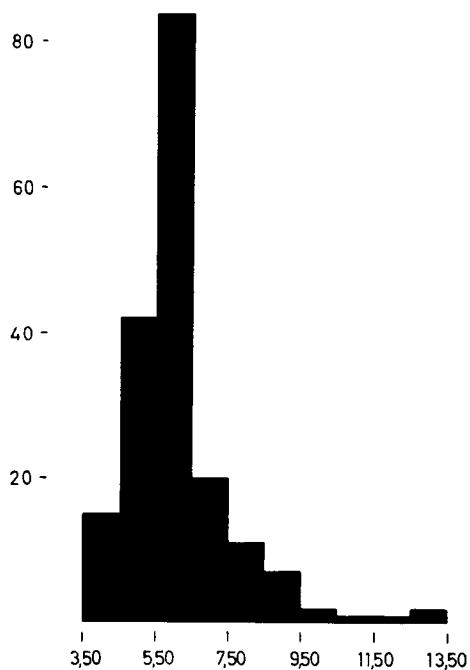
(3) In hoofdstuk II zullen wij nog een derde reden aangeven, waarom deze maat de meest geijkte basismaat is.

(4) Wij komen op het gebruik van deze basismaat terug in Hoofdstuk IV.



*wilverthi* Emery. Deze steekproef werd genomen op een rooftocht van kolonie I C op 2/VII/1949 te Yangambi, Belgisch Congo (Collectie RAIGNIER-VAN BOVEN, Serie L-7-49-A). De mierenstraat was vier cm breed en de populatiedichtheid van de colonne 3,6 mieren per cm<sup>2</sup>. Het gehele monster omvatte 185 exemplaren.

De frequentiecurve (figuur 1) is duidelijk ééntoppig. De lichaams-



FIGUUR 1.

Frequentie-histogram van de lichaamslengte bij *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, Serie L-7-49-A.

Op de absis is de lichaamslengte aangegeven, uitgedrukt in mm.

Op de ordinaat de frequentie.

Aantal individuen : 185.

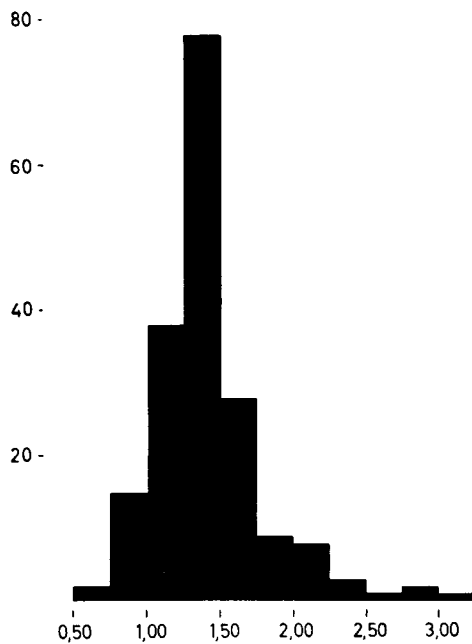
lengte werd ingedeeld in 10 klassen voor een bereik („range”) van 3,5-13,5 mm. De top van de kurve is vrij sterk naar links verschoven (positieve scheefheid), hetgeen typisch is voor de bevolkingsgrootte van een *Anomma* kolonie. 76 % van dit monster (zie tabel I) bestaat uit exemplaren van 3,5-6,5 mm, terwijl slechts 13 % van de waargenomen mieren groter zijn dan 7,5 mm.

Dezelfde typische karaktertrekken vertoont de frequentie van de middentibia-lengte van ditzelfde monster, wanneer men de lengteschaal van de middentibia verdeelt in 11 klassen (figuur 2).

TABEL I

Frequentieverdeling van de lichaamslengte bij 185 werkers van *wilverthi* (Serie L-7-49-A).

Klas	Freq.	Freq. %	Klas	Freq.	Freq. %
3,50-4,49	15	8,1	8,50- 9,49	7	3,8
4,50-5,49	42	22,7	9,50-10,49	2	1,1
5,50-6,49	84	45,4	10,50-11,49	1	0,5
6,50-7,49	20	10,8	11,50-12,49	1	0,5
7,50-8,49	21	5,9	12,50-13,49	2	1,1



FIGUUR 2.

Frequentie-histogram van de middentibia-lengte bij *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, Serie L-7-49-A.

Op de absis is de lengte van de middentibia aangegeven, uitgedrukt in mm.

Op de ordinaat de frequentie.

Aantal individuen : 185.

De scheefheid van dit histogram verdwijnt echter en de kurve benadert tevens meer de normaal kurve, zodra men i.p.v. de gemeten waarde, de logaritme van deze lengte op de absis uitzet (zie tabel II). Dat asymme-

TABEL II

Frequentieverdeling van de lengte van de middentibia, uitgedrukt in logaritme, bij 185 werksters van *wilverthi* (dezelfde exemplaren als onder tabel I).

Klas (Log.)	Freq.	Freq. %	Klas (Log.)	Freq.	Freq. %
2,850–2,899	4	2,2	3,150–3,199	41	22,2
2,900–2,949	4	2,2	3,200–3,249	13	7,0
2,950–2,999	9	4,9	3,250–3,299	9	4,9
3,000–3,049	14	7,6	3,300–3,349	8	4,3
3,050–3,099	27	14,5	3,350–3,399	6	3,2
3,100–3,149	49	26,5	3,400–3,449	1	0,5

trie bij een biologische verdeling gemakkelijk kan verdwijnen bij een semi-logaritmische omzetting, werd reeds door FECHNER (1897) — teste WEBER (1956) — geconstateerd.

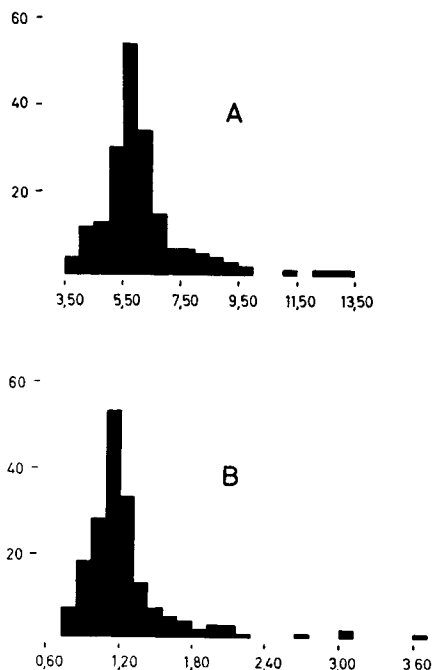
Vergroot men het aantal klassen van de lichaamslengte (figuur 3A) tot 20, dan blijft de kurve ééntoppig, alleen ontstaan hiaten in de frequentie vanaf 10 mm. Dit laatste verschijnsel is o.i. echter te wijten aan het gering aantal data, waaruit de steekproef is samengesteld.

Gaat men uit van een frequentieverdeling van de kopbreedte — zoals COHIC (1948) — dan zien wij bij het hier besproken monster, dat ook dit histogram duidelijk ééntoppig is (figuur 3B). Ook hier vertoont de frequentie vele hiaten vanaf een kopbreedte van 2,3 mm, maar men mag niet vergeten, dat het bereik van deze breedte ingedeeld werd in 25 klassen. Statistisch gesproken is dit aantal, in verhouding tot de lengteschaal, reeds te groot (SIMPSON & ROE, 1939; PEARL, 1941; JONGE DE -WIELENGA, 1953 e.a.).

Nemen wij i.p.v. 185 exemplaren, een steekproef van 854 individuen uit hetzelfde nest (Collectie RAIGNIER-VAN BOVEN, Serie L-7-49-B), dan zien wij dat de algemene vorm van dit histogram (figuur 4) overeenkomt met het histogram van 185 exemplaren. Tevens zijn de hiaten in de frequentie verdwenen, ofschoon het aantal klassen 24 bedraagt. Normaliseert men daarenboven het aantal klassen, dan worden beide histogrammen zuiver ééntoppig.

Merken wij nog op dat bij semilogaritmische behandeling van de frequentieverdeling van de kopbreedte, de positieve scheefheid behouden blijft.

COHIC (1948) beschouwde de eenheid, waarmee hij zijn metingen verrichtte als interval en kwam zodoende tot 61 klassen. Een dergelijk



FIGUUR 3.

Histogram van de lichaamslengte (A) en kopbreedte (B) bij *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, Serie L-7-49-A.

A : Op de absis de lichaamslengte, ingedeeld in 20 klassen en uitgedrukt in mm. Op de ordinaat de frequentie.

Aantal exemplaren : 185.

B : Op de absis de kopbreedte, ingedeeld in 25 klassen en uitgedrukt in mm. Op de ordinaat de frequentie.

Aantal exemplaren : 185.

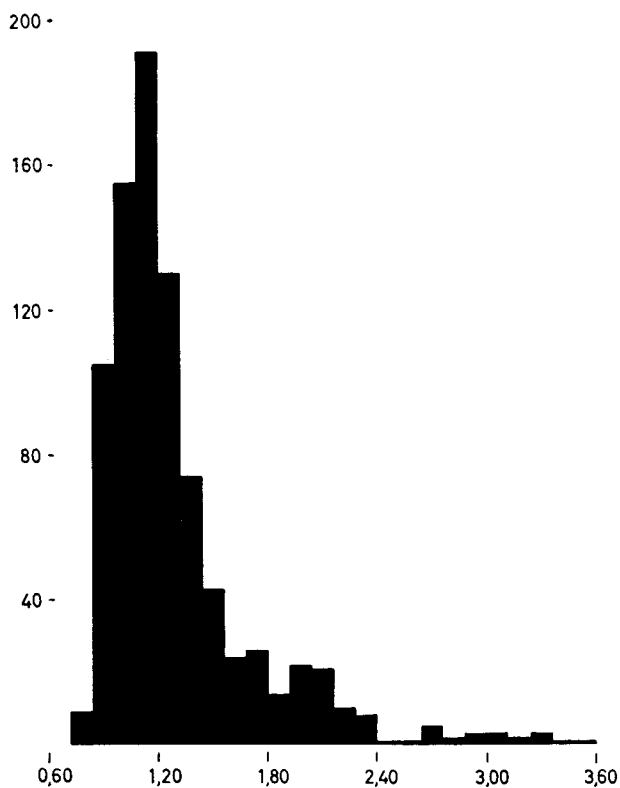
klein interval kan men moeilijk statistisch verdedigen om een bepaalde groepering te bewijzen.

Gaan wij dezelfde beschouwingen na bij de inheemse bosmier *Formica (Formica) rufa piniphila* Schenck, dan zien wij het volgende.

Onze steekproef (Serie V-7-50-A t/m I) bestaat uit 269 exemplaren, die willekeurig werden opgezogen gedurende een elftal dagen (18/VII-28/VII/1950) op een van de straten van dit nest.

De frequentiecurve van de lichaamslengte, die in acht klassen verdeeld werd (zie tabel III en figuur 5a) is duidelijk ééntoppig. 53,5 % van dit monster bestaat uit werksters van 6,50-7,50 mm. Ook de frequentie van de middentibia is duidelijk unimodaal. In dit geval vertoont de curve een lichte scheefheid naar rechts (figuur 5b).

De al of niet ééntoppigheid van de frequentieverdeling is bij sterk



FIGUUR 4.

Histogram van de kopbreedte bij *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, Serie L-7-49-B.

Op de absis is de kopbreedte aangegeven, ingedeeld in 24 klassen en uitgedrukt in mm. Op de ordinaat de frequentie.

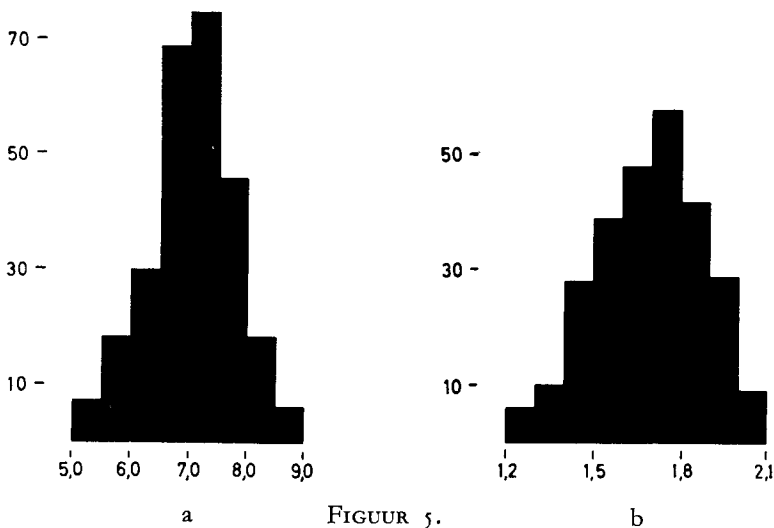
Aantal exemplaren : 854.

TABEL III

Frequentieverdeling van de lichaamslengte bij 269 werksters van *piniphila* (Serie V-7-50-A t/m I).

Klas	Freq.	Freq. %	Klas	Freq.	Freq. %
5,00-5,49	7	2,6	7,00-7,49	75	27,9
5,50-5,99	18	6,7	7,50-7,99	46	17,1
6,00-6,49	30	11,1	8,00-8,49	18	6,7
6,50-6,99	69	25,6	8,50-8,99	6	2,2

polymorfe soorten afhankelijk van het aantal klassen, waarin men de lengteschaal verdeeld en tegelijkertijd van de omvang van de steekproef.



FIGUUR 5.  
Frequentie-histogrammen van de lichaamslengte (a) en midentibialengte (b) bij 269 exemplaren van *Formica (Formica) rufa piniphila* Schenck, Serie V-7-50-A t/m I.

Op de absis respectievelijk de lichaamslengte (a) en de midentibia-lengte (b), in mm. Op de ordinaat de frequentie.

## II. — De steekproef in verband met polymorfie

De populatiesterkte van een doorsnee *Anomma* kolonie schommelt rond 15 miljoen inwoners. Bij dergelijke grote populaties, die daarenboven uitgesproken polymorf zijn, kan zelfs een statistisch groot monster, gemakkelijk geen zuivere weergave zijn van de kolonie zelf.

De steekproef moet in dit geval niet alleen een weergave zijn van de gezochte variabele, maar tevens moet de steekproef de frequentie van het polymorfe karakter binnen de populatie zelf weergeven. Dit zijn twee geheel verschillende aspecten, die echter vaak vereenzelvigd worden. M.a.w. niet alleen moet elk individu van de kolonie een even grote kans hebben om in het monster opgenomen te worden, maar tevens moet het zo vaak in deze steekproef voorkomen, als in overeenstemming is met de frequentie van het polymorfe karakter binnen het nest.

Om beide condities bij een kolonie van de trekmiere te verwezenlijken, volstaat geen eenvoudig, willekeurig monster, maar moeten wij — willen wij werkelijk onpartijdig zijn (in de zin van „bias”) — beroep doen op verschillende collectie methoden.

Uit ons onderzoek (RAIGNIER-VAN BOVEN, 1954 en 1955) bleek dat

een steekproef uit een rooftocht nooit de volledige gamma van lengtematen weergeeft. De allerkleinste morfen — juist de meest interessante — zijn hierin zelden of nooit vertegenwoordigd. Een steekproef uit de straat van een exodus — waarin dus de gehele kolonie verhuist — biedt reeds meer mogelijkheden om een juister beeld van de populatie te verkrijgen, maar zoals uit de praktijk blijkt, geeft ook deze steekproef vaak geen volledige lengteschaal.

Ofschoon het nestmonster van een uitgegraven kolonie alle maten vertegenwoordigt, verdient het toch geen voorkeur, omdat het nemen van de steekproef in dergelijke omstandigheden minder aanbevelenswaardig is.

Dezelfde bezwaren, zij het op kleinere schaal, doen zich voor, zodra men een adaequaat monster wil hebben van een bosmieren bevolking. Ook hier biedt een steekproef uit de mierenstraat, zoals tabel III en figuur 5, geen volledig beeld van de kolonie, omdat juist de kleinste werksters van 4,5-5,0 mm ontbreken.

Een steekproef in het nest zelf biedt in dit geval meer waarborg, ofschoon dit monster op verschillende tijdstippen moet herhaald worden, wil het alle lengtematen bevatten, die in het nest voorkomen.

De eisen, die men aan steekproeven uit polymorfe kolonies, moet stellen, zijn derhalve moeilijk in de praktijk te verwezenlijken.

### III. — *De ongelijke verdeling der data*

Daarenboven vertonen de frequentieverdelingen nog een ander na-deel als basis voor de berekening van de allometrische constante.

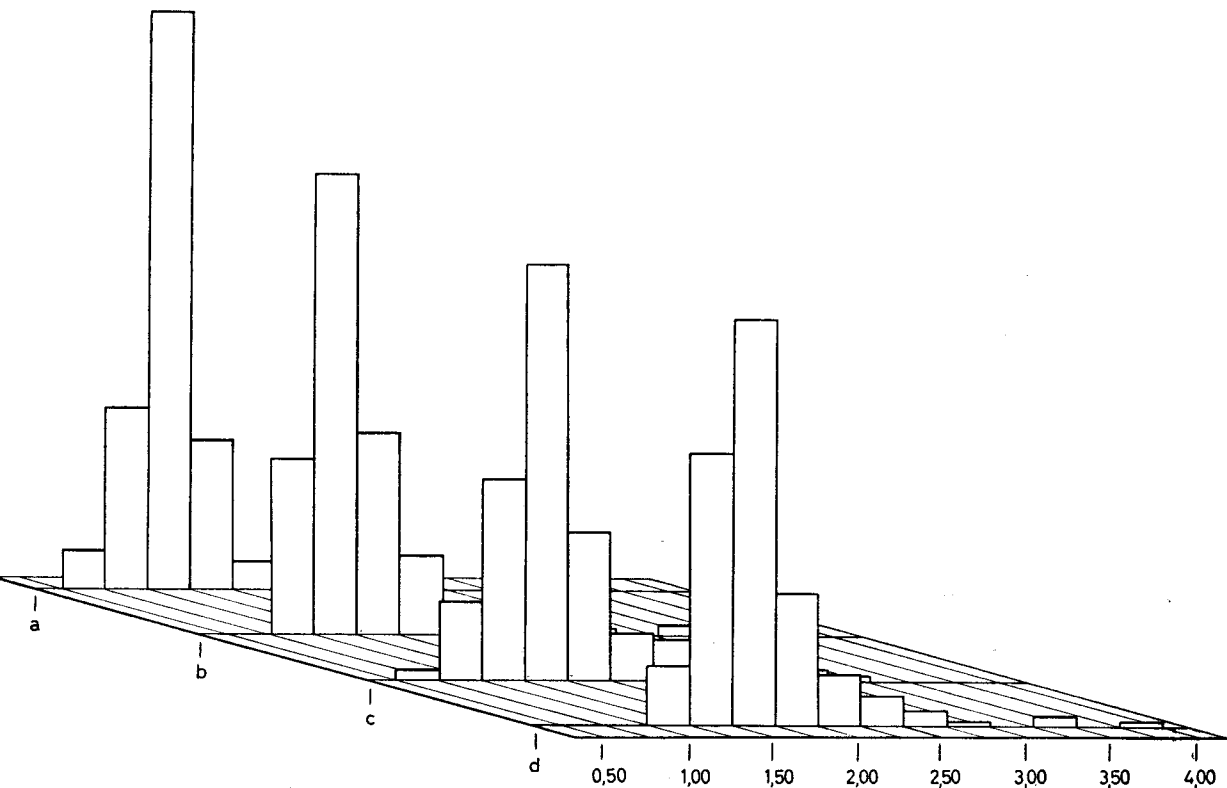
Zoals wij reeds zagen, vertonen de kurven van *Dorylus* (*Anomma*) *wilverthi* een tamelijk grote mate van scheefheid en zijn voornamelijk de werksters groter dan 3,5 en kleiner dan 6,5 mm in de steekproef vertegenwoordigd. De grotere en kleinere morfen komen slechts sporadisch voor of ontbreken totaal.

Wil men nu de allometrische constante „k” op basis van de frequentie van een dergelijke kurve berekenen, dan zal men toch rekening moeten houden met het feit, dat data, die in werkelijkheid de grootste invloed op haar waarde hebben, uiterst spaarzaam aanwezig zijn.

Maakt men groepen, dan zijn de gemiddelden, berekend op de extreme data, te weinig verantwoord. Berekent men slechts één constante, dan kan de zwakke bezetting van de uiterste maten eveneens een ongunstige invloed uitoefenen op de numerieke waarde van „k”.

Uit figuur 6 blijkt, dat naargelang de beschouwde maat, de frequentie-histogrammen van de scapuslengte (a), kopbreedte (b), tibia-2 lengte (c) en koplengte (d), verschillen. Maar dit onderscheid geldt alleen de extreme waarden; de centrale klassen van de vier histogrammen komen in hun onderlinge opbouw overeen.

Voor het hierboven beschreven monster van *wilverthi* (Serie L-7-49-A) hebben wij getracht van de verschillende maten de allometrische constante „k” te berekenen, uitgaande respectievelijk van de lichaamslengte, gas-terlengte en middentibia-lengte. In alle gevallen waren de afwijkingen tussen de berekende waarden en de geobserveerde data zó groot, dat geen enkele uitslag bevredigend kon genoemd worden.



FIGUUR 6.

Drie dimensie diagram van de frequentieverdeling van de scapuslengte (a), kopbreedte (b), lengte van de middentibia (c) en koplengte (d) bij *Dorylus* (*Anomma*) *wilverthi* Emery, Serie L-7-49-A.

Op de X-as : de vier klassen in mm, op de Y-as : de frequentie in percent en op de Z-as : de vier maten.

De algemene opbouw van de vier histogrammen is identiek. Zij verschillen alleen in de frequentie van de extreme waarden, zowel links als rechts.

Gezien de onzekerheid of de steekproef wel een adaequate weergave is van de onderzochte polymorfe eigenschap en gezien de bezwaren, die het gebruik van de daarop gefundeerde frequentiecurve voor de berekening van „k” met zich meebrengt, willen wij thans het polymorfisme van een mierenkolonie langs andere wegen trachten te benaderen.



#### D. — DE GEVOLGDE METHODE

Onze metingen beogen na te gaan in hoeverre een bepaald lichaamsdeel toeneemt t.o.v. een ander, dat wij als standaardmaat beschouwen.

Om dit te bereiken kunnen wij gebruik maken van een lineaire vergelijking :  $Y = a + bX$  of van een logaritmische vergelijking :  $Y = bX^k$ .

De eerste uitdrukking beschouwt het verschil van de exponent van  $X$  met 1 zo gering, dat men het mag verwaarlozen, omdat „a” groot genoeg is om meer invloed op de resultaten te hebben dan de exponent. Bovendien kan deze vergelijking alleen gebruikt worden als  $X$  en  $Y$  evenredig toenemen.

Of de twee variabelen evenredig toenemen of niet, willen wij juist onderzoeken. De allometrische vergelijking :  $Y = bX^k$  (5) legt de nadruk op het verschil van de exponent „k” met a, zodat men ook een niet evenredig toenemen van  $X$  en  $Y$  kan uitdrukken. Gezien dit meer algemene karakter, geven wij de voorkeur aan de exponentiaal vergelijking.

Neemt  $Y$  sneller toe dan  $X$ , dan zal „k” groter zijn dan 1 (positieve allometrie) en omgekeerd, als  $X$  sneller toeneemt dan  $Y$ , zal „k” kleiner zijn dan 1 (negatieve allometrie). In het bijzondere geval dat  $k = 1$ , keren wij weer terug naar de lineaire vergelijking en nemen  $X$  en  $Y$  in gelijke mate toe (isometrie).

De voornaamste parameter in deze formule is „k”, die men vaak „Gleichgewichts Konstante” (HUXLEY & TEISSIER, 1936) of ook „Constante actuelle d'équilibre” of „Constante de croissance” (TEISSIER, 1937) noemt.

Deze constante, die onafhankelijk is van de gebruikte eenheden, drukt de hoek uit, die de rechte maakt met de  $X$ -as in een logaritmisch diagram. In het geval van isometrie bedraagt deze hoek  $45^\circ$  en is bijgevolg haar tangens gelijk aan 1.

De tweede parameter  $b$  is afhankelijk van de gebruikte eenheid, die in ons geval steeds de mikron is. Hij geeft de maat aan van het orgaan  $Y$ , wanneer het referentie-orgaan, dus  $X$ , gelijk is aan 1. Men noemt hem vaak „Indice origine” (TEISSIER, 1937) of „Wachstumanfangsindex” (HUXLEY & TEISSIER, 1936). Daar wij in ons geval niet te maken hebben met een echte groei, heeft deze parameter bij de beschouwing van onze resultaten slechts weinig invloed. Hij heeft alleen belang bij het opstellen van de vergelijking.

De allometrische vergelijking kan een eenvoudige rechte uitdrukken,

---

(5) Deze benaming lijkt ons bij *Formicidae* juister dan de vaak gebruikte termen „groei” en „groeikurve” (DIXEY & GARDINER, 1934). Deze terminologie zou in ons geval kunnen insinueren, dat wij met een werkelijke groei te doen hebben in het imaginale stadium. In ons geval meten wij alleen de toename in lengte en breedte, die een gevolg is van de larvale groei.

die alle data omvat. Eveneens is het mogelijk, dat de grafiek bestaat uit een opeenvolging van rechten, die tesamen een gedeelte van een veelhoek vormen, waarvan de toppen de z.g. kritische punten uitmaken. Zelfs kan zij bestaan uit verscheidene gescheiden rechten en spreekt men van discontinuïteit. Tenslotte kunnen de uitgespreide data op logaritmische schaal een gebogen kromme vormen. Ofschoon deze laatste vorm zelden voorkomt (TEISSIER, 1937), blijkt ze bij *Formicidae* toch niet uitzonderlijk te zijn (DIXEY & GARDINER, 1934 en WILSON, 1953).

Kritische punten zouden, volgens TEISSIER (1931, 1934 en 1937) te wijten zijn aan een tussenkomst van voedingsfactoren en hormonen, waardoor een plotselinge verandering in de toename van een orgaan optreedt.

Discontinuïteit veronderstelt, dat in een bepaald stadium aan één gegeven waarde van de standaardmaat X, verscheidene, geheel uiteenlopende maten van Y zouden beantwoorden, die voor de desbetreffende vorm normaal zijn. De grafiek vertoont daarom ook geen gebroken rechte, maar twee of meer rechte lijnen, die geen verband met elkaar hebben.

Bij ons onderzoek gaan wij uit van een reeks exemplaren, die zo gekozen zijn, dat zij alle stadia van de standaardmaat vertegenwoordigen. Bovendien werd van iedere lengte een voldoende aantal individuen genomen. Hierdoor berust de berekening van de allometrische constante steeds — ook eventueel bij verschillende fasen van toename — op een redelijk aantal gegevens.

In plaats van uit te gaan van een voorafgaande groepering in klassen, hebben wij thans als uitgangspunt gekozen de uitgespreide data in een dubbel logaritmische grafiek. Op grond van de verspreiding van deze data werden één of meer constanten berekend.

Bij *wilverthi* werd de constante „k” steeds berekend op deze gegevens, zonder enige groepering. Hierdoor waren wij in staat om het verschil tussen de constanten onderling te testen met behulp van de t-test (SNEDECOR, 1950 en WEBER, 1956).

Bij *piniphila* en *fuliginosus* werden de data, gezien de grafische uitslag, gegroepeerd, niet alleen om de berekeningen te vereenvoudigen, maar ook, om ons materiaal meer overzichtelijk te maken.

Onze resultaten zijn gebaseerd op 285 exemplaren van de afrikaanse trekmiër *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, op 315 exemplaren van de europese bosmiër, *Formica (Formica) rufa piniphila* Schenck en op 91 exemplaren van de europese glanzende houtmiër, *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* Latr.

Ruim 6100 metingen werden uitgevoerd aan droog geprepareerde exemplaren, met behulp van een oculair micrometer in een Greenough Wide Field Bausch & Lomb microscoop.

## E. — MATEN, VERHOUDINGEN EN INDEXEN

Van onderstaande definities werd in deze studie gebruik gemaakt :

F.L.	(Zweeplengte)	: De lengte gemeten vanaf het begin van het eerste lid (bij de scapus) tot en met het uiterste punt van het laatste lid of knots.
G.L.	(Gasterlengte)	: De grootst waarneembare lengte van het gaster, dorsaal gemeten en angel uitgesloten.
K.B.	(Kopbreedte)	: De grootst waarneembare kopbreedte, loodrecht gemeten (ogen niet inbegrepen).
K.B.B.		: De grootst waarneembare kopbreedte, gemeten aan de basis van de kaken.
K.B.O.		: De grootst waarneembare kopbreedte, gemeten aan de achterrand van de kop.
K.L.	(Koplengte)	: De grootst meetbare loodrechte afstand, dorsaal gezien gelegen tussen twee lijnen, waarvan de ene loopt langs het meest vooruitstekende punt van de clypeus en de andere langs het meest naar achteren gelegen zichtbare punt van het achterhoofd.
L.L.	(Lichaamslengte)	: De lengte van het uitgestrekte individu, gerekend vanaf het meest vooruitstekende punt van de clypeus tot en met het meest naar achteren uitstekende punt van het laatste gastersegment, angel uitgesloten.
O.A.	(Oogafstand)	: De kleinst waarneembare afstand tussen de binnenranden van de twee facetogen, loodrecht gemeten.
Pe.B.	(Petiolusbreedte)	: De grootst waarneembare, dorsale breedte van de petiolus (uitsteeksels uitgesloten).
Pe.L.	(Petioluslengte)	: De grootst waarneembare, dorsale lengte van de petiolus.
Pr.B.	(Pronotumbreedte)	: De grootst waarneembare, dorsale breedte van het pronotum.
Sc.B.	(Scapusbreedte)	: De grootst waarneembare breedte van de sprietschaft.
Sc.L.	(Scapuslengte)	: De lengte vanaf de schaftwortel tot aan het uiterste distale punt, waar de sprietzweep begint (de schaftwortel is het verbrede punt achter het gewricht van de schaft.)
Ti-1 L.		: De lengte van de voortibia.
Ti-2 L.		: De lengte van de middentibia.
Ti-3 L.		: De lengte van de achtertibia.

De berekende verhoudingen zijn :

K.B./Pe.B.	: De verhouding tussen kopbreedte en petiolusbreedte.
K.B./Pe.L.	: De verhouding tussen kopbreedte en petioluslengte.
K.B./Sc.L.	: De verhouding tussen kopbreedte en scapuslengte.
K.L./K.B.	: De verhouding tussen koplengte en kopbreedte.
K.L./Pe.B.	: De verhouding tussen koplengte en petiolusbreedte.
K.L./Pe.L.	: De verhouding tussen koplengte en petioluslengte.
K.L./Sc.L.	: De verhouding tussen koplengte en scapuslengte.
Sc.L./Pe.B.	: De verhouding tussen scapuslengte en petiolusbreedte.
Sc.L./Pe.L.	: De verhouding tussen scapuslengte en petioluslengte.
Sc.L./O.A.	: De verhouding tussen scapuslengte en oogafstand.

Ti-2 L./K.B. : De verhouding tussen de middentibia-lengte en de kopbreedte.  
 Ti-2 L./K.L. : De verhouding tussen de middentibia-lengte en de koplengte.  
 Ti-2 L./Pe.B. : De verhouding tussen de middentibia-lengte en de petiolusbreedte.  
 Ti-2 L./Pe.L. : De verhouding tussen de middentibia-lengte en de petioluslengte.  
 Ti-2 L./Sc.L. : De verhouding tussen de middentibia-lengte en de scapuslengte.

De hiermee berekende indexen zijn :

$$\text{A.I. (Sprietindex)} : \frac{\text{Sc.L.} \times 100}{\text{F.L.}}$$

$$\text{K.I. (Kopindex)} : \frac{\text{K.B.} \times 100}{\text{K.L.}}$$

$$\text{Pe.I. (Petiolusindex)} : \frac{\text{Pe.B.} \times 100}{\text{Pe.L.}}$$

$$\text{Sc.I. (Scapusindex)} : \frac{\text{Sc.B.} \times 100}{\text{Sc.L.}}$$

## HOOFDSTUK II

### *DORYLUS (ANOMMA) WILVERTHI* EMERY

#### A. — TRIMORFISME

De *Dorylinae* vormen een afzonderlijk type, omdat bij deze subfamilie — in het bijzonder bij het hier beschouwde subgenus *Anomma* — het morfologisch onderscheid tussen de drie kasten zijn maximum bereikt heeft. De afrikaanse trekmieren vertegenwoordigen het meest uitgesproken kaste polymorfisme dat bij mieren bekend is.

Niet alleen verschilt bij dit subgenus de lichaamslengte van de werksters, wijfjes en mannetjes uitermate sterk, maar wijkt zelfs hun gehele lichaamsbouw volkomen van elkaar af. Zien wij meestal een analoge structuur voor bepaalde organen, zoals sprieten, kaken, petiolus etc., tussen de werksters en de koninginnen, bij de *Anomma*'s is ook deze overeenkomst bijna volledig zoek. De drie kasten, afzonderlijk genomen, vertonen geen gelijkenis, al behoren zij tot één en dezelfde populatie.

Geen wonder dus, dat de mannetjes oorspronkelijk door LINNEUS (1764) beschouwd werden als een wesp (*Vespa belvulus*) en later (1767) als een mierwesp (*Mutilla belvola*). Deze zienswijze werd oorspronkelijk door FABRICIUS (1787) overgenomen, maar in 1793 ontwierp hij een nieuw genus *Dorylus*, waarmee voor het eerst de verwantschap met de mieren tot uitdrukking kwam.

#### I. — *Lichaamslengte en volume*

Bij de *Formicidae* kan de lichaamslengte variëren van 0,8 mm (voor werksters van tropische *Solenopsis* soorten) tot 58 mm (koningin van de *Anomma*'s). Voor verreweg de meeste soorten geldt echter een veel kleiner bereik en schommelt de lengteschaal tussen 2 en 15 mm.

De trekmieren vertonen een uitgesproken lengtepolymorfisme en bij *wilverthi* zijn de uiterste grenzen : 2,3 mm voor de kleinste werkster, naast 58 mm voor de grootste, waargenomen koningin. Een wijfje kan dus ruim 25 maal langer zijn dan de kleinste werkster.

Volgens gegevens van BERNARD (1952) zou het volume van de thorax van de dichthadiëde koningin 15,8 maal groter zijn dan dat van de werkster maior. Dergelijke extreme waarden ontmoeten wij slechts uitzonderlijk bij

mieren. De verhouding echter tussen het gastervolume van de koningin en het gastervolume van een werkster maior bedraagt 325 voor *Anomma* en 132 voor het subgenus *Typhlopone* (BERNARD, 1952).

Daar het onderscheid in lichaamslengte in de werksterkaste zeer groot is (2,3-14 mm), hebben wij getracht aan de hand van ons eigen collectie materiaal bovengenoemde verhoudingen nog nader te preciseren.

Bij acht onderzochte koninginnen van *Dorylus* (*Anomma*) *wilverthi* verkregen wij voor de verhouding van het volume thorax koningin en thorax werkster maior, waarden, die gelegen zijn tussen 11,5 en 15,5. Deze getallen stemmen dus overeen met de gegevens van BERNARD.

Dezelfde verhouding tussen de werkster maior en de werkster minima is echter reeds veel groter en schommelt rond 90. Dit getal wordt echter verre overtroffen als wij vergelijken het volume van de thorax van de koningin en van de werkster minima. In dit geval immers, vinden wij waarden gelegen tussen 1100 en 1400.

Evenals BERNARD vinden wij voor de verhouding volume gaster koningin en volume gaster werkster maior, getallen die gelegen zijn rond 300. Het volume van het gaster van de werkster maior is ruim 55 maal groter, het volume van het gaster van de koningin echter 16.500 maal groter dan het overeenkomstige volume bij de allerkleinste werkster.

Dergelijke verhoudingen liggen ver buiten de tot nu toe waargenomen grenzen bij de *Formicidae*.

Zoals wij reeds zagen, variëren de werksters zelf van 2,3 tot 14 mm. Bij de toename van de lengte ondergaan zij daarenboven belangrijke wijzigingen in hun uiterlijke morfologie die voornamelijk in de kopvorm tot uiting komen.

Uniek voor de *Formicidae* is de aanwas van het aantal sprietleedjes, naargelang de kleinste werksters toenemen in lichaamslengte. Zodra echter een lengte van ca 4,0 mm bereikt is, blijft het aantal constant 10. Analooq vinden wij iets dergelijks terug bij de Ichneumoniden of sluipwespen, waarbij ondervoede larven eveneens imago's worden met een gereduceerd aantal sprietleedjes (BERNARD, 1952).

De koninginnen verschillen onderling eveneens aanzienlijk in lichaamslengte. Bij 10 *wilverthi* wijfjes zagen wij reeds een schommeling van 40-58 mm. Bij een even groot aantal mannetjes bleef de lengteschaal beperkt binnen de grenzen van 29,8-32,5 mm.

## II. — De kop

De werkster maior heeft een min of meer trapezoïdale kop, voorzien van scherpe, iets zijwaarts gebogen achterhoofdstandjes. Bij de koninginnen daarentegen is de kop van voren iets smaller dan van achteren en ligt de grootste breedte in het midden. Hier lopen de achterhoofdshoeken

bot en stomp naar achteren uit en zijn ze eveneens iets zijwaarts gericht. Het verschil tussen beide koppen wordt echter hoofdzakelijk teweeggebracht door de voorhoofdsgroeve, die bij de koninginnen zeer sterk ontwikkeld is en de kop duidelijk in twee helften verdeelt. Bij alle werksters blijft de voorhoofdsgroeve zeer vaag.

De kop van de mannetjes wijkt van beide vormen af — zoals normaal is bij het merendeel der mieren — en vallen bizonder de vaak uitpuilende facetogen op. Bovendien bezit de kop drie goed ontwikkelde ocelli. Noch de werksters, noch de wijfjes zijn in het bezit van ogen of ocelli.

De sprieten van de werkster maior zijn slank en bezitten een tienledige zweep. Ook de koningin heeft een tienledige zweep, maar de sprietschaft is in verhouding tot de kop kleiner dan bij de werkster maior en groter dan bij de allerkleinste werksters. Bij de mannetjes is de zweep twaalfledig en de schaft klein (zie tabel IV).

TABEL IV  
Het trimorfisme bij *wilverthi*, uitgedrukt in verhoudingen.

Verhouding	Werkster maior	Werkster minima	Koningin	Mannetje
K.L. /Sc.L.	1,83	2,68	2,17	1,57
K.B. /Sc.L.	1,69	1,80	2,90	2,11
K.L. /Pe.L.	3,28	3,53	1,69	1,08
K.B. /Pe.L.	3,03	2,37	2,25	1,45
K.L. /Pe.B.	4,67	3,76	0,61	0,58
K.B. /Pe.B.	4,33	2,52	0,81	0,78

De kaak is dolkvormig bij koningin en mannetje. Bij deze laatste zijn de kaken vier maal zo lang als aan de basis breed.

De kaak van de werkster maior is lineair, waarvan de apicale tand naar binnen gericht is, terwijl de binnenrand bezet is met een goed ontwikkelde basaaltand. Naargelang de werksters kleiner worden, ondergaat de kaak belangrijke wijzigingen. De kaaklengte van de werkster maior is in verhouding veel korter dan bij de mannetjes, maar langer dan bij de koninginnen.

### III. — *De thorax*

Zowel bij de werksters als bij de koninginnen is de thorax smaller dan de kop.

De wijfjes bezitten geen vleugels en missen zelfs vaak ieder spoor van

een rudimentair vleugellidteken. Afgezien van het metanotum, komt de configuratie van de thorax volledig overeen met een werksterrug. Distaal van de mesothorax ontbreken proscutellum, scutellum en postscutellum en heeft de smalle rug een rechthoekig dorsaal profiel.

Stenonotaal zijn eveneens de z.g. macrergaten, gynaïkoïde en ergatoïde werkstervormen, die bij verscheidene mierensoorten, naast de normale koningin voorkomen of haar geheel vervangen. Deze drie atypische vormen zijn werksters, die zich alleen hiervan onderscheiden door hun goed ontwikkelde ovaria. Toch kan men moeilijk de zienswijze van WHEELER (1926) accepteren, die veronderstelt dat de dichthadiïde *Anomma* koningin een verdere ontwikkeling van de gynakoïde vorm zou zijn en derhalve afkomstig van een werkster. De verschillen tussen kopvorm en petiolus zijn o.i. hiervoor te groot.

Bij de mannetjes daarentegen is de thorax veel breder dan de kop en zijn de vleugels goed ontwikkeld. Merkwaardig genoeg kunnen deze vleugels gemakkelijk loslaten, een eigenschap die wij normaal bij mierenkoninginnen ontmoeten, maar nooit bij mannetjes.

De poten zijn bij de koninginnen en mannetjes klein, bij de werksters zeer lang in verhouding tot de lichaamslengte. De totale lengte van de achterpoot overtreft bij de werkster maior zelfs de lichaamslengte.

#### IV. — *Het abdomen*

##### a) De petiolus

Vertoonde de configuratie van de thorax bij de koningin overeenkomst met de werksterthorax, de petiolus daarentegen wijkt volkomen af en staat dicht bij de petiolus van het mannetje dan bij die van de werkster.

Bij de werkster maior is de petiolus veel langer dan breed en is hij smal in verhouding tot de kop. Bij de wijfjes zien wij dat de petiolus breder dan lang is, terwijl de voorrand convex is en de zijranden caudaal divergeren en uitlopen in twee stompe zijwaarts gerichte achterhoeken. Hij is bovendien iets breder dan de kop.

De petiolus van het mannetje kan men het beste vergelijken met een omgekeerd schoteltje. Hij is van voren iets smaller dan van achteren, terwijl de achterrand concaaf is. Ook bij de mannetjes is de petiolus breder dan de kop (zie tabel IV, blz. 28).

##### b) Het gaster

Opvallend zijn eveneens de verschillen van het gaster. Bij de werkster neemt het gaster ca 30 % in van de lichaamslengte en heeft het een ovale vorm.



Bij de koninginnen maakt het gaster ruim 70 % uit van de lichaamslengte en is het langwerpig smal.

Het pygidium is bij de werkster voorzien van een duidelijke halfcirkelvormige uitholling, scherp omlijnd en in het bezit van drie tandjes.

Bij de wijfjes is het pygidium meer ingewikkeld van bouw en bestaat het uit twee delen. Het epipygium is in het midden halfcirkelvormig uitgesneden en voorzien van twee laterale tandjes. Het hypopygium is verlengd en vormt een ventraalwaarts gerichte plaat.

Deze typische vorm van het hypopygium is kenmerkend voor de tegenwoordigers van het genus *Dorylus* en wordt nergens anders in de familie der *Formicidae* teruggevonden.

Het gaster van het mannetje is lang en volledig cilindervormig. Het maakt ongeveer 45 % van de lichaamslengte uit.

## B. — POLYMORFISME VAN DE WERKSTERKASTE

Ons onderzoek steunt op 285 exemplaren, waaraan ruim 2100 metingen werden uitgevoerd.

De keuze van deze werksters werd bepaald, nadat wij een inzicht hadden gekregen in de populatie van een *Anomma* kolonie, aan de hand van drie soorten steekproeven: de straat-, de uittocht-, en de nestmonsters.

Alle arbeidsters stammen uit één kolonie van *Dorylus* (*Anomma*) *wilverthi* Emery. Voor de data van deze steekproeven verwijzen wij naar het aanhangsel, blz. 124.

### I. — *Morfologisch*

#### a) De kop

Bij de werkster maior is de kop van voren veel breder dan van achteren. De achterhoofdsrand is tamelijk sterk uitgehold en lateraal voorzien van naar buiten uitwijkende, scherpe achterhoofdshoeken, die kleine tandjes dragen. Deze scherpe, uitstekende achterhoofdshoeken zijn een typisch kenmerk voor de soort *wilverthi*.

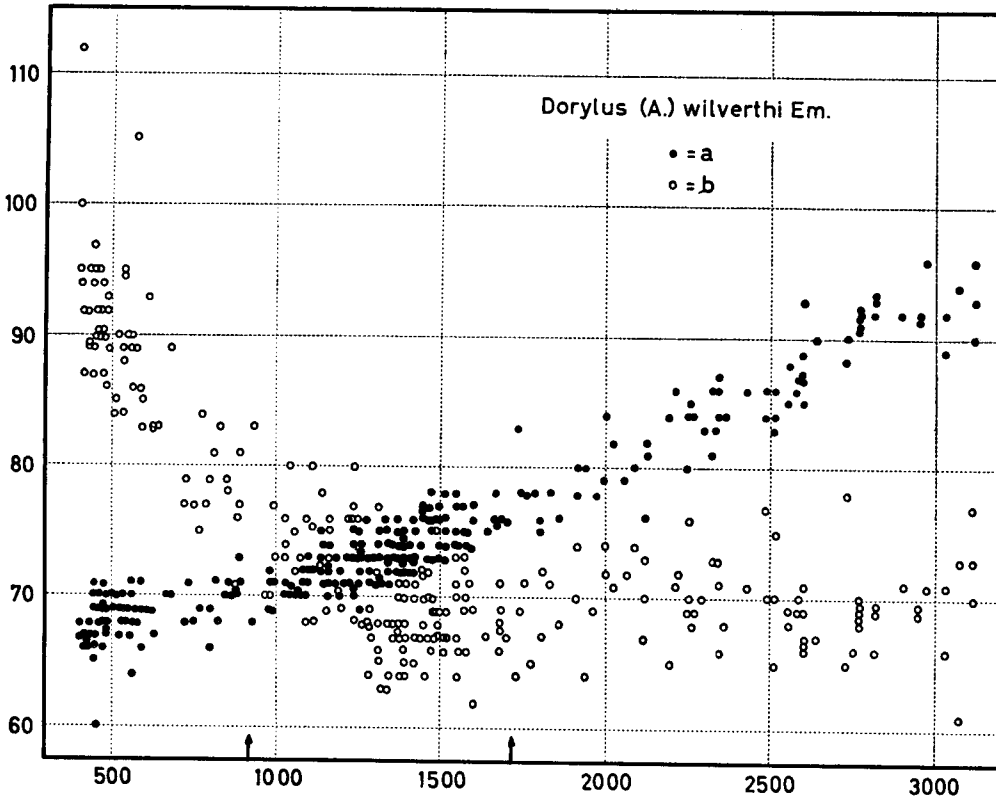
De trapezoidale kopvorm handhaaft zich min of meer tot een lengte van 7,5 mm, maar vanaf 9 mm ziet men reeds, dat het breedste deel van de kop niet meer aan de basis van de kaken gelegen is.

Naarmate de lichaamslengte vermindert, verschuift de kopbreedte zeer geleidelijk distaal en bij de allerkleinste individuen (ca 2,3 en 3 mm) constateren wij zelfs dat de maximale breedte op de vertex gelegen is. Bij deze morfen is de kop aan de basis van de kaken zeer smal, zelfs niet breder dan aan de achterrand. Even achter de kaken wordt de kop plotse-ling breder, om voorbij het midden opnieuw te vernauwen

Door deze geleidelijke verplaatsing, verandert de algemene kopvorm in één en dezelfde kolonie zeer sterk.

Ofschoon bij de allerkleinste werksters de achterhoofdsrand scherp driehoekvormig uitgesneden is, zoekt men bij deze morfen toch tevergeefs de typische tandjes. Bij deze exemplaren zijn de achterhoofdshoeken eerder stomp.

Gaat men de verhouding na tussen de kopbreedte aan de basis van de



FIGUUR 7.

Diagram van de kopindex (a) en de petiolusindex (b) bij 285 exemplaren van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery.

Op de absis de lengte van de middentibia in mm, op de ordinaat de twee indexen.

Bij de kopindex ziet men een duidelijke „puntenwolk”. Vanaf de eerste indicator kan men rechtstreeks een positieve correlatie aflezen.

In tegenstelling met de kopindex, daalt de petiolusindex, naarmate de arbeidsters groter worden. Vanaf 1725 mikron (= 7,27 mm lichaams-lengte), schommelt de waarde van deze index rond de middenwaarde 70 (zie tweede indicator).

Bovendien blijkt dat de spreiding van de waargenomen data bij de petiolus veel groter is dan bij de kopindex.

kaken (K.B.B.) en de kopbreedte ter hoogte van de achterhoofdshoeken (K.B.O.), dan blijkt dat deze verhouding van 1,85 tot 1,15 daalt. M.a.w. het verschil tussen deze twee breedtematen is bij de grotere werksters veel meer uitgesproken dan bij de kleinere. Bij de allerkleinste morfen naderen de twee maten elkaar sterk.

Tegelijkertijd met de distale breedte verschuiving, veranderen ook de kophoogte en lengte. Naarmate de lengte afneemt, wordt de kop in verhouding langer (en smaller) en eveneens ook iets platter.

Bij de kleinere exemplaren is de koplengte in verhouding langer, zoals de kopbreedte smaller, dan bij de grotere werksters. Dank zij deze wijziging blijft de kopindex (K.I.) niet constant, maar neemt hij geleidelijk af vanaf 98 tot 67, naarmate de lichaamslengte kleiner wordt (zie diagram, figuur 7).

Zoals wij reeds vroeger hebben kunnen aantonen (RAIGNIER-VAN BOVEN, 1954 en 1955), wordt deze index bij *wilverthi* nooit groter dan 100.

Bij de werkster maior is de kop sterk gewelfd, maar vanaf 10-9 mm neemt deze welving af. Volgt men de richting van de area frontalis, dan neemt men waar, dat zij bij de werkster maior duidelijk verticaal loopt. Bij het kleiner worden, zwenkt de area frontalis langzaam en geleidelijk naar achteren, om vanaf 3,5 mm bijna horizontaal te liggen.

Door het achterover hellen van de area frontalis, schuift de clypeus langzaam naar voren. Bovendien wijzigt hij met het lengte polymorfisme, van omvang en vorm. Bij de grotere werksters bestaat de clypeus uit een smalle, gebogen plaat langs de voorrand van de kop, waarvan de achterrand uitermate moeilijk te bepalen is.

Tussen 7-8 mm wordt de voorrand min of meer driehoekvormig en springt de clypeus tevens iets duidelijker naar voren uit. Bij de allerkleinste morfen is hij zelfs volkomen kielvormig en bedekt hij grotendeels de gesloten kaken.

Naast deze algemene wijzigingen, vinden wij nog enkele andere veranderlijke kenmerken aan de kop.

Het meest in het oog springend wijzigt de kaak. Bij de werkster maior is de lineaire kaak uitgesproken groot, terwijl de apicaaltand vrij sterk gebogen en naar binnen gericht is. De binnenrand is daarenboven voorzien van een goed ontwikkelde basaaltand, die vaak iets voor het midden van de kaaklengte gelegen is.

Reeds vanaf 11 mm kan daarenboven naast de basaaltand een sub-apicaaltand verschijnen, terwijl zelfs kleine tandjes op de tussentuinte tussen deze twee tanden, kunnen voorkomen.

Vanaf 9 mm blijkt de apicaaltand minder sterk gekromd. Tegelijkertijd kunnen de tussentandjes beter ontwikkeld zijn. Zelfs de ruimte tussen

de basaaltand en kaakbasis, kan bij deze lengte eveneens voorzien zijn van kleine tandjes.

Vanaf 4 mm is de kaak zwak gebogen en eindigt zij in een vrij spitse apicaaltand. Vaak is alleen de basaaltand ontwikkeld en kunnen subapicaal- en tussentandjes ontbreken.

Ook de spriet is aan vrij grote verandering onderhevig. Bij de grotere werksters is de schaft steeds slank en iets gebogen. Het distale einde is zacht verbreed. De scapusindex (Sc.I.) schommelt tussen 13 en 17.

De zweep is steeds tienledig, waarvan het laatste lid een duidelijke knots vormt, die ruim tweemaal zo lang is als de overige leedjes. Al de leedjes zijn steeds duidelijk langer dan breed. De pedicellus en lid 2 zijn klein en smal, dan volgen een zevental leedjes, die ongeveer even lang zijn en dezelfde breedte bezitten. Het apicale lid vormt de knots.

De onderlinge verhouding van de leedjes kunnen wel iets wijzigen, maar het algemene schema, dat wij hierboven beschreven, vinden wij toch bij alle werksters terug, die groter zijn dan ca 4 mm.

Beneden deze lichaamslengte ondergaat de gehele spriet, dus schaft en zweep, een vrij plotselinge verandering. De scapus wordt in verhouding dikker, kleiner en praktisch rechte lijnig. Hij is plomp en de scapusindex stijgt bij deze kleine morfen plotseling en oscilleert rond de waarde 23. Tegenover de waarde van de eerste groep (13-17) is dit verschil groot.

Tegelijkertijd ondergaat ook de zweep een verandering. De lengte van de afzonderlijke leedjes nadert meer en meer de respectievelijke breedte.

Een van de typische kenmerken voor *Dorylus (Anomma) wilverthi* zou gelegen zijn in de sprietzweep, waarvan de leedjes steeds langer dan breed zouden zijn. Dit onderscheid is echter bij de kleinste werksters uitermate moeilijk terug te vinden en geldt alleen voor exemplaren, die groter zijn dan 3,5 mm.

Bovendien vermindert het aantal leedjes van tien tot zeven. Deze vermindering begint bij een lengte, die schommelt rond 4,0 mm. Vanaf 2,7 mm kunnen er acht zijn, terwijl de allerkleinste werksters er slechts zeven hebben.

Deze waarnemingen stemmen overeen met die van vroegere auteurs. EMERY (1901) gaf reeds voor *wilverthi* op : werksters van 13-3,5 mm met 10 leedjes, van 3 mm met 8 leedjes en van 2,4 mm met 7 leedjes.

De kleur, sculptuur en beharing van de kop wijzigen met het lengtepolymorfisme. De grootste exemplaren hebben overwegend een glimmende kop. Naarmate de lengte vermindert, wordt de kop matter, doordat een netvormige sculptuur zich meer uitspreidt en de grond-bestippeling zich meer ontwikkelt. Een pubescentie, d.w.z. een fijne, liggende beharing is echter steeds afwezig.

Vanaf 5,5 mm wordt de kop bedekt met een verspreide en spaarzame pubescentie, die echter geleidelijk toeneemt en vooral bij de allerkleinste werkster sterk ontwikkeld is.

Door deze rijke pubescentie wordt de grondbestippeling onzichtbaar. Tegelijkertijd wordt de kleur van de kop lichter, zodat de allerkleinste morfen overwegend lichtbruin gekleurd zijn.

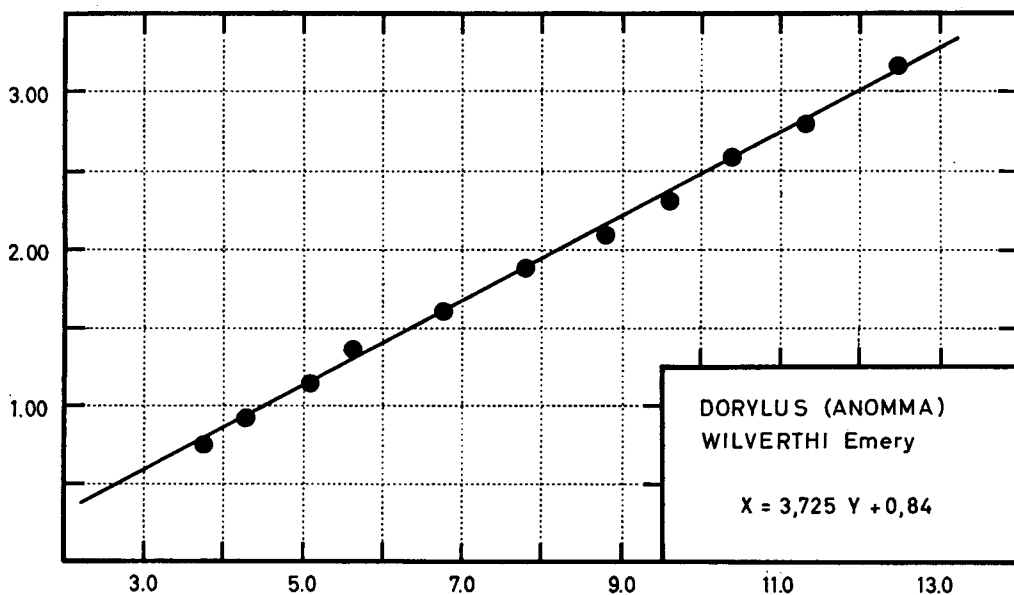
#### b) De petiolus

De petiolus is bij de werkster maior van voren smaller dan van achteren en veel langer dan breed. De bestippeling is grover dan bij de kop. De dorsale zijde draagt meestal enkele borstelharen.

Naarmate de lengte afneemt, vertoont de petiolus weinig wijzigingen. Zodra wij echter een werkster onderzoeken, die kleiner is dan 3,5 mm treden duidelijke veranderingen op.

Het verschil tussen de breedte aan de voorrand en de achterrand wordt steeds kleiner. De petiolus wordt dus meer vierhoekig en bovendien nadert de breedte, de lengte, zodat bij de allerkleinste werksters de petiolus breder kan zijn dan lang.

In tegenstelling met de kopindex, wordt de petiolusindex (Pe.I.) vanaf 4,5 mm steeds groter naarmate de lichaamslengte kleiner wordt. Bij sommige morfen kan ze zelfs groter worden dan 100.



FIGUUR 8.

Correlatie tussen lichaamslengte en middentibia-lengte bij 185 exemplaren van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, Serie L-7-49-A.

Diagram toont op de absis de lichaamslengte (X), in mm en op de ordinaat de middentibia-lengte (Y), eveneens in mm. De overeenkomst tussen de waargenomen en berekende data is over de gehele lengteschaal goed ( $r = 0,95$ ).

Bij werksters, die groter zijn dan 4,5 mm en kleiner dan 7,3 mm daalt de indexwaarde geleidelijk van 80 tot 63, terwijl hij bij de grotere exemplaren oscilleert rond 70 (zie diagram, figuur 7, blz. 31).

## II. — *Allometrie en biometrie*

Zoals wij zagen, gaan wij bij onze berekeningen uit van de lengte van de middentibia.

De keuze tot deze maat werd reeds in Hoofdstuk I gerechtvaardigd. Zij geeft ons wel geen directe voorstelling van de lichaamslengte, maar aangezien tussen deze twee grootheden een uitgesproken correlatie bestaat, wordt dit nadeel ondervangen.

Bij 185 onderzochte werksters, vonden wij voor de correlatiecoëfficiënt  $r$  de waarde 0,95 of getransformeerd  $Z = 1.80$ . De standaardfout van  $Z : \sigma_z = 0.074$ , terwijl de waarde van  $t$  veel groter is dan  $P = 0.01$ . Met behulp van de regressievergelijking kunnen wij derhalve vanuit de tibialengte steeds de overeenkomstige lichaamslengte bepalen.

Diagram, figuur 8 geeft deze regressielijn weer, die beantwoordt aan de vergelijking :  $X = 3,725 Y + 0,84$ , waarin  $X$  de lichaamslengte en  $Y$  de lengte van de middentibia voorstelt, in mm.

De berekende waarden stemmen goed overeen met de waargenomen data. Men kan van deze vergelijking over de gehele lengteschaal gebruik maken.

Bij de hier onderzochte 285 exemplaren strekt het bereik van de middentibia zich uit van 399 tot 3118 mikron.

TABEL V

Gegevens over de toename van de middentibia (in mm) bij de werksters van *wilberthi*. Op de bovenste rij de middenwaarde bij klasindeling, op de midden rij de hiermee berekende rekenkundige reeks en op de onderste rij de relatieve toename.

I	II	III	IV	V	VI	VII
0,45	0,59	0,83	1,04	1,24	1,41	1,60
(0,45)	(0,65)	(0,85)	(1,05)	(1,25)	(1,45)	(1,65)
1,00	1,29	1,82	2,30	2,72	3,11	3,52
VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
1,81	2,04	2,25	2,43	2,59	2,78	3,04
(1,85)	(2,05)	(2,25)	(2,44)	(2,64)	(2,84)	(3,04)
3,98	4,49	4,94	5,34	5,69	6,12	6,69

Om dit materiaal meer overzichtelijk en tevens meer hanteerbaar te maken, kunnen wij de lengteschaal *voorlopig* indelen in 14 klassen. Bij het bepalen van de klasgrootte werd echter rekening gehouden met de verspreiding van de data op logaritmische schaal en tevens met het afnemen van het aantal sprietleedjes bij de kleinere morfen. De berekende middenwaarde van iedere klas, geeft tabel V.

De relatieve toename van de tibia-2 lengte, als wij de kleinste maat gelijk stellen aan 1, wordt uitgedrukt door de derde rij getallen van deze tabel. Hieruit blijkt dat de middentibia regelmatig toeneemt, naargelang de beschouwde werkster groter wordt.

Deze toename blijkt daarenboven zo regelmatig te zijn, dat het verschil tussen twee opeenvolgende maten, practisch gesproken constant blijft, m.a.w. de opeenvolgende maten vormen een rekenkundige reeks, waarvan de begin- en eindterm, respectievelijk 0,45 en 3,04 is en het constante verschil 0,20 (vergelijk tabel V, tweede rij getallen tussen haakjes).

Op dubbel logaritmische schaal uitgezet, zullen bijgevolg de opeenvolgende maten van de middentibia een rechte lijn vormen. Vanwege deze regelmatige toename hebben wij — naast de redenen, die wij hebben aangegeven op pag. 13 — de lengte van de middentibia gekozen als uitgangspunt, van waaruit de andere maten zullen beoordeeld worden.

Gaan wij hetzelfde na bij de koplengte (K.L.), kopbreedte (K.B.), scapuslengte (Sc.L.), petioluslengte (Pe.L.) en petiolusbreedte (Pe.B.) dan constateren wij het volgende (zie tabel VI, waarin de data eveneens *voorlopig* in 14 klassen ingedeeld zijn).

Al de maten nemen vanzelfsprekend toe, maar deze toename is niet alleen niet constant, maar verschilt tevens voor ieder van de besproken maten. Op dubbel logaritmische schaal uitgezet — met als basismaat de lengte van de middentibia — krijgen wij thans vijf gebroken rechten.

Achtereenvolgens zullen wij deze maten uitvoeriger bespreken.

#### a) Scapuslengte (Sc.L.)

##### 1. De toename

Stellen wij de kleinste lengtemaat van de scapus gelijk aan 1, dan blijkt dat hij geheel anders toeneemt dan de middentibia-lengte.

Voor de drie eerste klassen (die de kleinste morfen omvatten met lengte van 2,3-4,3 mm), neemt de scapuslengte veel sneller toe dan de tibia. Daarna vermindert de relatieve toename en is de aanwas van de tibia-2 lengte bij de grotere exemplaren zelfs sneller dan die van de schaft.

Op dubbel logaritmische schaal uitgezet, vertonen al de data van de scapus één duidelijke knik (figuur 9). Uit dit diagram blijkt tevens dat het eerste gedeelte van de rechte overeenkomt met de drie eerste klassen

van tabel VI, terwijl al de overige waarden, het tweede stuk van de gebroken rechte omvatten.

In de drie eerste klassen kan het aantal sprietleedjes variëren van 7 tot 10, terwijl de overige klassen alleen werksters omvatten, waarvan de sprietzweep steeds tienledig is. Het kritisch punt van de allometrische toename van de scapuslengte valt dus samen met een beginnende vermindering van het aantal leedjes. Deze vermindering gaat echter geleidelijk en wordt duidelijk, als wij de aanwas van koplengte en breedte analyseren.

TABEL VI

Gegevens over de toename van de middentibia-lengte (Ti-2 L.), koplengte (K.L.), kopbreedte (K.B.), scapuslengte (Sc.L.), petioluslengte (Pe.L.) en petiolusbreedte (Pe.B.) bij de werksters van *wilverthi*. Op de eerste rij de middenwaarde in mikron, bij klasindeling, op de tweede rij de relatieve toename.

Ti-2 L.	K.L.	K.B.	Sc.L.	Pe.L.	Pe.B.
455 1,00	913 1,00	620 1,00	349 1,00	259 1,00	237 1,00
586 1,29	1048 1,15	724 1,17	463 1,33	293 1,13	257 1,08
829 1,82	1191 1,30	832 1,34	730 2,09	349 1,35	272 1,15
1045 2,30	1331 1,46	940 1,52	896 2,57	397 1,53	293 1,24
1236 2,72	1481 1,62	1072 1,73	1037 2,97	452 1,74	323 1,36
1414 3,11	1631 1,79	1210 1,95	1138 3,26	517 2,00	357 1,51
1603 3,52	1811 1,98	1375 2,22	1252 3,59	572 2,21	391 1,65
1812 3,98	2033 2,23	1587 2,56	1374 3,94	632 2,44	436 1,84
2042 4,49	2282 2,50	1829 2,95	1465 4,20	688 2,66	485 2,05
2250 4,94	2485 2,72	2081 3,36	1585 4,54	762 2,94	535 2,26
2431 5,34	2719 2,98	2312 3,73	1656 4,74	831 3,21	584 2,46
2590 5,69	2962 3,24	2600 4,19	1720 4,93	921 3,55	628 2,65
2784 6,12	3240 3,55	2968 4,79	1858 5,32	1006 3,88	694 2,93
3042 6,69	3661 4,01	3390 5,47	2002 5,74	1117 4,31	783 3,30

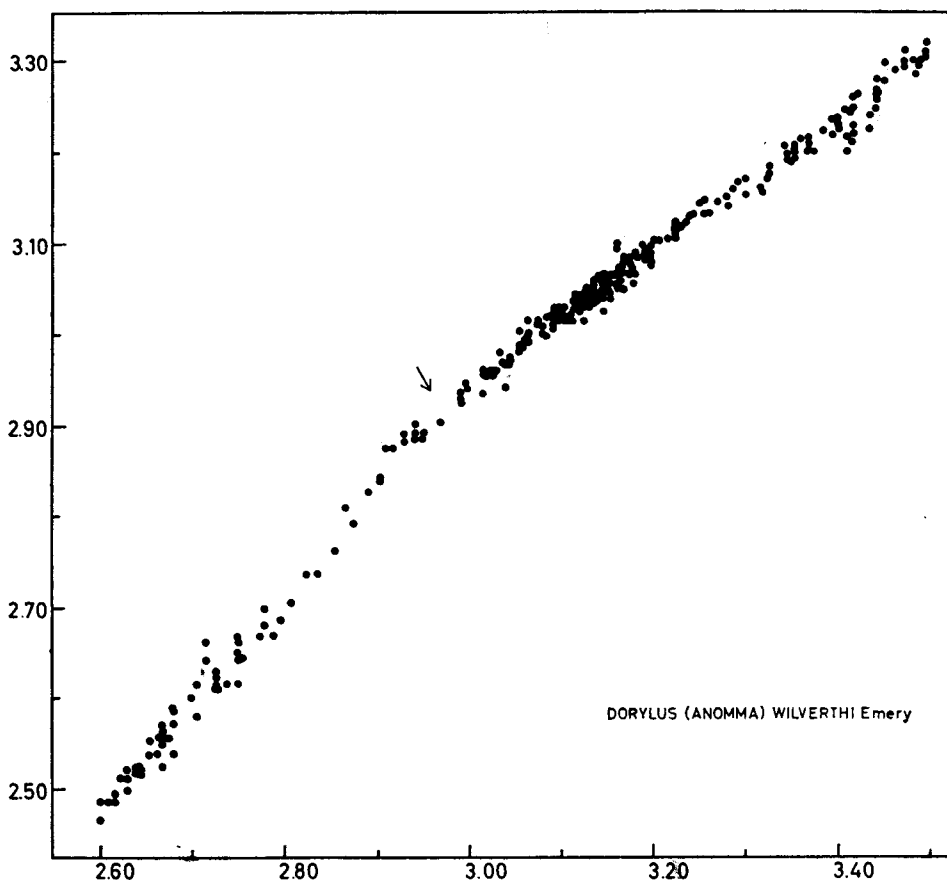
In de twee gedeelten, waarin het kritisch punt de toename verdeelt, blijkt de schaft regelmatig toe te nemen. In beide gevallen kunnen wij een rekenkundige reeks onderscheiden, waarvan het constante verschil respectievelijk 0,19 (voor de eerste drie klassen) en 0,11 (voor de overige klassen) bedraagt.



Onderstaande tabel VII geeft de lengte van de scapus, tesamen met de twee rekenkundige reeksen (R.R.) tussen haakjes.

## 2. De allometrische constante

De twee fasen, die wij in de allometrische toename van de scapuslengte kunnen onderscheiden, zijn gekenmerkt door een geheel eigen waarde van de constante „k”.



FIGUUR 9.

Diagram op dubbel logaritmische schaal van de scapuslengte (Sc.L.) bij 285 werkers van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery.

Op de absis de logaritme van de middentibia. De lengteschaal van deze maat komt overeen met een lichaamslengte van 2,3-13,0 mm.

Op de ordinaat de logaritme van de Sc.L.

De uitgespreide, waargenomen data vormen een zeer duidelijk kritisch punt ( $\log \text{Ti-2 L.} = 2,966$  of 4,3 mm lichaamslengte). Dit punt valt samen met een beginnende wijziging in het aantal sprietleedjes.

In het eerste stadium — dus vóór het kritisch punt — wordt de allometrische vergelijking :

$$Y = 0,22 X^{1,20} \quad (6)$$

TABEL VII

De toename van de scapuslengte (Sc.L.) in de werksterkaste van *wilberthi* en de daaruitgevormde twee rekenkundige reeksen (R.R.).

Klas	Sc.L.	R.R.	Klas	Sc.L.	R.R.
I	0,35	(0,35)	IV	0,90	(0,90)
II	0,46	(0,54)	V	1,04	(1,01)
III	0,73	(0,73)	VI	1,14	(1,12)
			VII	1,25	(1,23)
			VIII	1,37	(1,34)
			IX	1,46	(1,45)
			X	1,58	(1,56)
			XI	1,66	(1,67)
			XII	1,72	(1,78)
			XIII	1,86	(1,98)
			XIV	2,00	(2,00)
L.L.	2,30–4,30 mm		L.L.	4,30–13,00 mm	

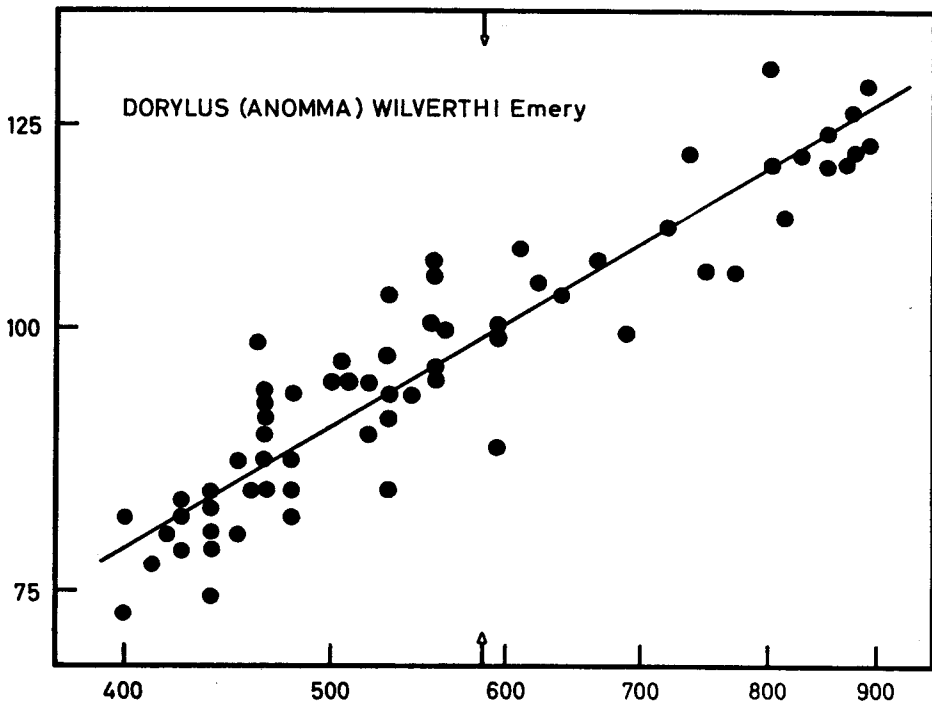
De constante is uitgesproken positief, m.a.w. de lengte van de schaft neemt veel sneller toe dan de standaardmaat.

De allerkleinste werksters hebben een korte, vrij plumpe schaft, die echter snel langer wordt. De scapusbreedte daarentegen verandert maar zeer langzaam. Juist zoals bij de lengte, groeperen zich de data van de breedte rond een rechte, maar i.p.v. een positieve allometrie, hebben wij nu te doen met een duidelijke negatieve toename. De constante „k” is voor deze 68 exemplaren 0,60.

Dank zij de sterke positieve toename van de lengte en de uitgesproken negatieve allometrie van de breedte, vertonen de grootste morfen van dit

(6) De waarde van de constante „k” zullen wij steeds aangeven met twee decimalen. De tweede decimaal is vrij betrouwbaar. Dit geldt eveneens voor al de volgende aangiften van de constante.

stadium (ca 4 mm lang) reeds de typische schaft van *wilverthi* : slank, lichtgebogen en voor een *Anomma* lang. Deze indruk wordt nog versterkt, omdat in dit geval eveneens het aantal sprietleedjes normaal is en de zweep-leedjes zelf langer dan breed worden.



FIGUUR 10.

Logaritmisch diagram van de scapusbreedte (Sc.B.) bij 68 werkers van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, voor een lichaamslengte van 2,33-4,29 mm. Op de absis de logaritme van de middentibia-lengte, op de ordinaat de logaritme van de scapusbreedte.

Evenals bij de lengte, vertonen de data van de breedte geen kritisch punt in dit lengtebereik. Terwijl de toename van de lengte uitgesproken positief was ( $k = 1,20$ ), vertoont de scapusbreedte een zeer grote negatieve allometrie ( $k = 0,60$ ).

De pijl geeft de plaats aan van het eerste kritisch punt bij de koplengte en breedte.

In de tweede fase daarentegen vinden wij als vergelijking :

$$Y = 5,62 X^{0.73}$$

waaruit blijkt dat de positieve toename na het kritisch punt omgeslagen is in een uitgesproken negatieve allometrie. De scapus neemt thans veel geringer toe dan de middentibia.

Al de werksters, die groter zijn dan 4,3 mm vertonen dezelfde schaft, die morfologisch maar weinig verandert en die alleen evenredig langer wordt met het groter worden der werksters. De lengte van zweepleedjes echter neemt in verhouding sneller toe dan de breedte, zodat reeds spoedig in dit stadium de karakteristieke sprietzweep van *wilverthi* terug te vinden is.

De twee bovengenoemde, allometrische vergelijkingen geven een zeer bevredigend beeld van de wijzigingen, die de schaft ondergaat bij de toename van het lengtepolymorfisme. Berekenen wij met behulp van deze vergelijkingen de theoretische waarden van Y, dan verkrijgen wij een goede overeenkomst tussen beide data (zie tabel VIII en figuur 14).

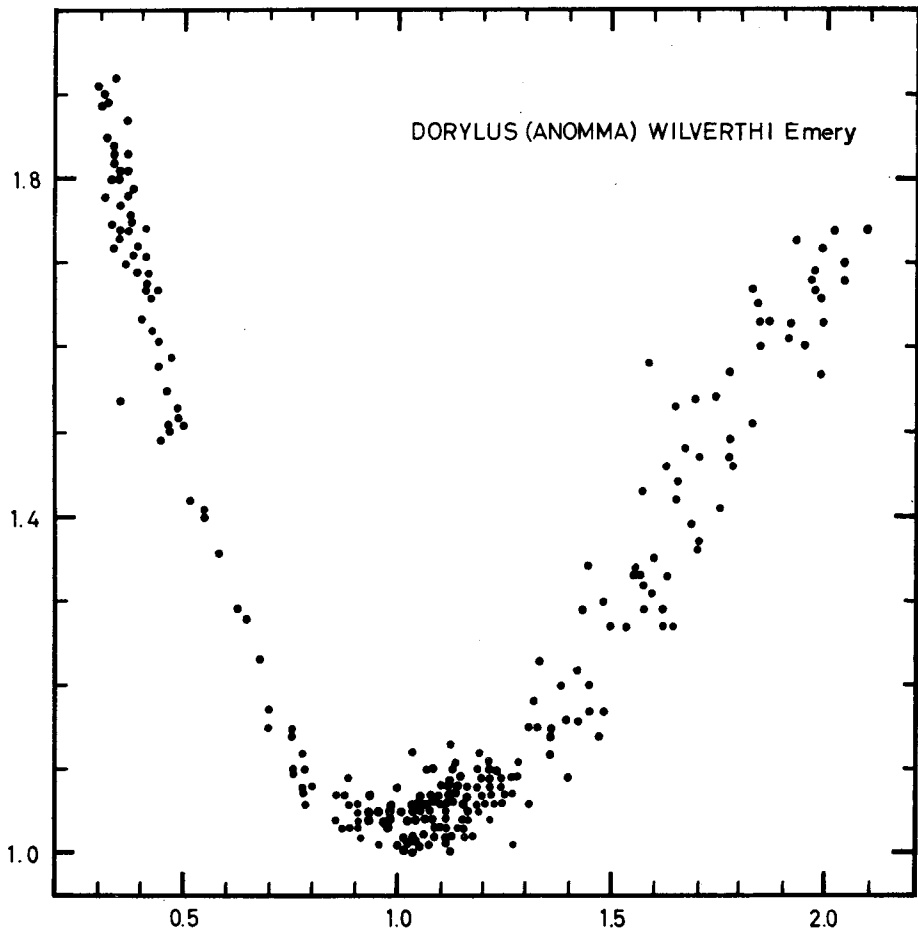
TABEL VIII

De overeenkomst tussen de waargenomen en de berekende waarden van de scapuslengte (Y) in de twee fasen van de werksterkaste van *wilverthi*, bij toepassing van twee allometrische vergelijkingen.

X	Y waargen.	Y berekend	Vergelijking
423	320	317	$Y = 0,22 X^{1,20}$
470	363	361	
526	409	413	
572	456	456	
658	521	539	
829	730	711	
1045	896	906	$Y = 5,62 X^{0,73}$
1236	1037	1024	
1414	1138	1138	
1603	1252	1239	
1812	1374	1356	
2042	1465	1480	
2250	1585	1585	
2431	1656	1678	
2590	1720	1758	
2784	1858	1854	
3042	2002	1980	

### 3. De verhoudingen

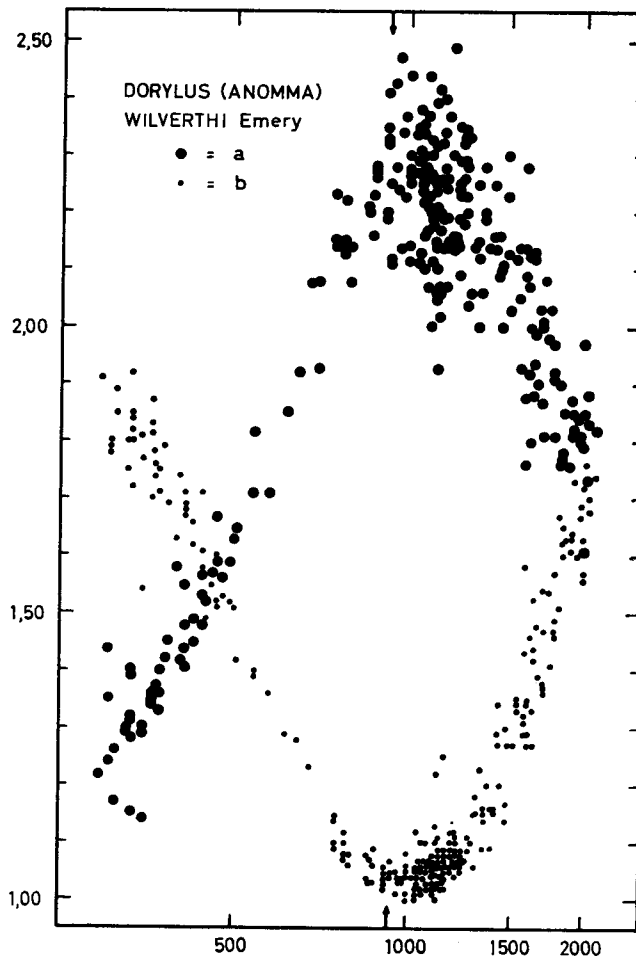
Een derde indicatie, die eveneens pleit voor een tweeledige indeling, vinden wij terug in de verhouding middentibia-lengte/scapuslengte ( $Ti-2 L./Sc.L.$ ). De waarde van deze verhouding ligt bij de allergrootste werksters rond 1,52 en daalt vervolgens langzaam en regelmatig tot aan het kritisch punt tot de waarde 1,17. Voorbij de knik, dus bij de kleinste morfen, stijgt deze verhouding opnieuw van 1,14 tot 1,30.



FIGUUR II.

Diagram van de verhouding kopbreedte/scapuslengte bij 285 werksters van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery.  
Op de absis de scapuslengte in mm, op de ordinaat de verhouding  $K.B./Sc.L.$ .  
De U-vormige kromme is karakteristiek voor *wilverthi*.  
Deze configuratie is voornamelijk te wijten aan de scapuslengte, waarvan de toename in twee fasen geschiedt.

Dank zij de tweeledige toename, kan men eveneens het verloop van de verhoudingen kopbreedte/scapuslengte (K.B./Sc.L.) en van de scapuslengte/petioluslengte (Sc.L./Pe.L.) interpreteren.



FIGUUR 12.

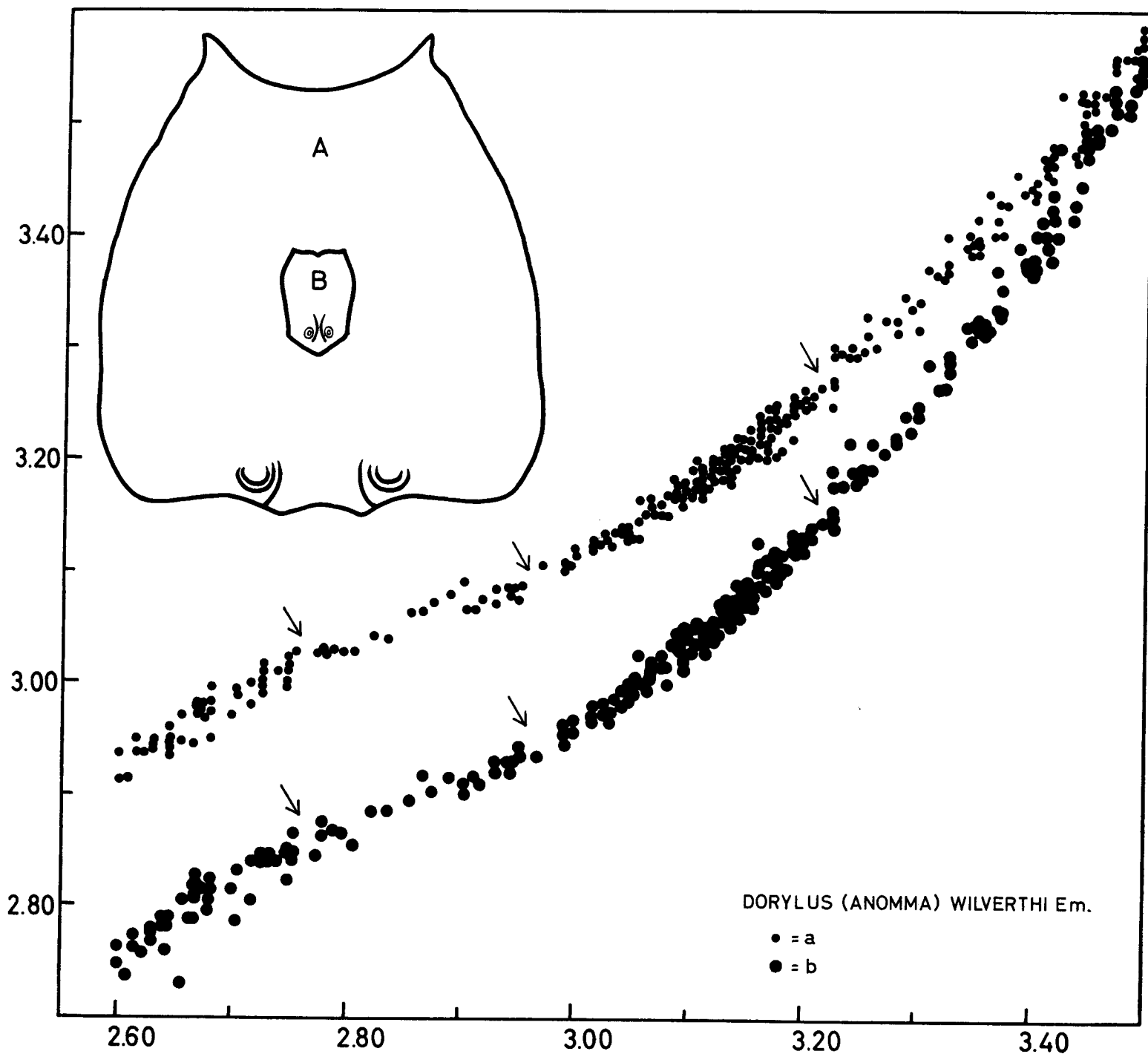
Semilogaritmisch diagram van de verhoudingen scapuslengte/petioluslengte (a) en kopbreedte/scapuslengte (b) bij 285 werksters van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery.

Op de absis de logaritme van de scapuslengte, op de ordinaat de waarden van de twee verhoudingen.

Voor de Sc.L./Pe.L. bekomen we het omgekeerde van de verhouding K.B./Sc.L., alleen zijn de data bij de eerste verhouding meer verspreid, wat te wijten is aan een grotere variabiliteit van de petioluslengte.

Ofschoon de scapuslengte in logaritme werd uitgedrukt, blijft de U-vorm bestaan. Voor de eerste fase van de Sc.L. neemt de waarde van K.B./Sc.L. toe en die Sc.L./Pe.L. af.

Het omgekeerde geldt voor de tweede fase.



FIGUUR 13.

Diagram op dubbel logaritmische schaal van de koplengte (a) en kopbreedte (b), bij 285 exemplaren van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery.

Op de absis de logaritme van de middentibia-lengte, op de ordinaat de logaritme van de koplengte en breedte.

De uitgespreide data vormen in beide gevallen een kromme, waarin men drie kritische punten kan onderscheiden (zie indicatoren).

Bovendien blijkt uit dit diagram, dat de breedte van de kop sneller toeneemt dan de lengte, naarmate de werksters groter worden. Het onderscheid tussen koplengte en breedte is bij de kleinste morfen groot, bij allergrootste werksters bijna geheel verdwenen.

De verandering, die de kop in de loop van de allometrische toename ondergaat, blijkt duidelijk, als men de twee extremen (zie inzet) vergelijkt. A : kopvorm bij de allergrootste werksters (ca 12,5 mm), B : kopvorm bij de allerkleinste morfen (ca 2,5 mm), getekend in dezelfde verhouding.

De eerste verhouding toont een U vormige kromme (zie diagram, figuur 11). Deze configuratie is karakteristiek voor *wilverthi*, te meer daar deze U vorm blijft bestaan, als men overgaat naar logaritmische schaal (zie semilogaritmisch diagram, figuur 12 b).

Uit beide figuren blijkt dat de verhouding K.B./Sc.L., bij de kleinste morfen afneemt van 1,92 tot 1,06, naarmate de werksters groter worden. In het tweede stadium daarentegen, neemt de verhouding toe, zodra de werksters groter worden, tot 1,74.

Juist het omgekeerde van deze U-kromme, is de kurve van de verhouding Sc.L./Pe.L. (Zie semilogaritmisch diagram, figuur 12a).

Hier neemt de waarde van de verhouding toe bij de kleinste morfen en vermindert ze in de tweede fase, wanneer de werksters groter worden. Aangezien de lengte van de petiolus een grotere variabiliteit vertoont dan de overige maten, zijn de data meer verspreid.

## b) K o p l e n g t e ( K . L . ) e n k o p b r e e d t e ( K . B . )

### 1. De toename

Uit tabel VI van pagina 37, waarin de lengteschaal van de middentibia in veertien klassen verdeeld werd, blijkt, dat zowel de koplengte als de kopbreedte relatief minder snel toenemen dan de tibia-2 en scapuslengte. Daarenboven neemt de breedte van de kop sneller toe dan de lengte.

Op dubbel logaritmische schaal uitgezet, vertonen de waargenomen data in beide gevallen drie duidelijke knikken (zie figuur 13). Men kan derhalve in de toename van koplengte en breedte bij *wilverthi* vier fasen onderscheiden, die met onderstaande middentibia-lengte en lichaamslengte overeenkomen. (zie tabel IX).

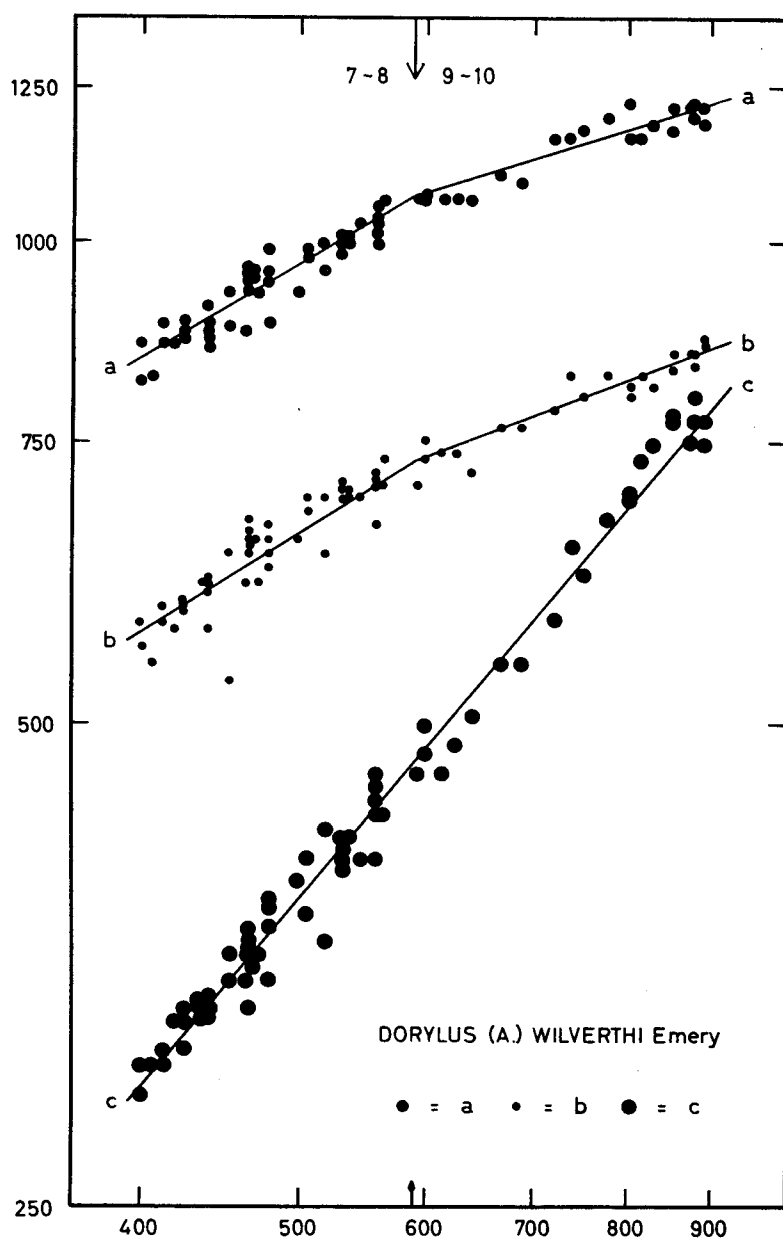
TABEL IX

Het bereik („range”) van de middentibia en lichaamslengte bij *wilverthi*, voor de vier fasen van de kopmaten.

fase	Ti-2 L. (mikron)	L.L. (mm)
I	400- 599	2,30- 3,07
II	600- 924	3,08- 4,29
III	925-1724	4,30- 7.27
IV	1725-3124	7,28-13,00

Ofschoon het algemene verloop van de gebroken rechte van de kopbreedte overeenkomt met die van de koplengte, zien wij toch, dat de





FIGUUR 14.

Allometrische vergelijking van de koplengte (a), kopbreedte (b) en scapuslengte (c) bij 68 werkers van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, voor een lichaamslengte van 2,3-4,3 mm. Op de absis is de logaritme van de middentibia afgezet en op de ordinaat respectievelijk de logaritme van de koplengte (K.L.), kopbreedte (K.B.) en scapuslengte (Sc.L.). De krommen van de koplengte en breedte vertonen, in tegenstelling met die van de scapuslengte, één duidelijk kritisch punt. De verandering van allometrische toename komt overeen met een wijziging van het aantal sprietleedjes. Voor de eerste fase bedraagt dit aantal 7-8, voor het tweede stadium 9-10.

De scapuslengte neemt bij deze lengteschaal positief toe, koplengte en breedte daarentegen negatief. De allometrische constante is voor de Sc.L. 1,20, voor de K.L. en K.B. respectievelijk 0,60 en 0,65 voor de eerste fase en 0,35 en 0,42 voor de tweede.

Statistisch is het verschil tussen de twee constanten, zowel bij de K.L. als bij de K.B., zeker ( $P$  kleiner dan 0,01). De overeenkomst tussen de waargenomen data en de berekende regressielijnen is zeer goed.

richting t.o.v. de X-as, geheel verschillend is voor de afzonderlijke fasen. Bij de kleinste werksters lopen de twee rechten practisch evenwijdig, m.a.w. de toename van de kopbreedte houdt gelijke tred met de toename van de koplengte. Naargelang echter de arbeidsters groter worden, blijkt de breedte sneller toe te nemen dan de lengte, zodat bij de allergrootste exemplaren het verschil tussen deze twee kopmaten zeer gering wordt.

Tevens merken wij op dat de eerste twee fasen samen overeenkomen met de eerste fase van de scapuslengte en breedte. De tweede knik van de kopmaten valt immers samen met het enige kritische punt van de scapuslengte (zie figuur 14).

De verandering in allometrische toename bij de koplengte en kopbreedte coïncideert in deze stadia met een wijziging in het aantal sprieteedjes. Vóór het eerste kritische punt bedraagt dit aantal 7-8, voorbij deze knik 9-10 (figuur 14).

## 2. De allometrische constante

Iedere top van een kritisch punt beantwoordt aan een nieuwe fase van toename.

Bij de werksters, die gelegen zijn vóór het eerste kritische punt, vertonen beide kopmaten een negatieve allometrie. De constante „k” is in dit geval voor de koplengte 0,60 en voor de kopbreedte 0,65.

Het negatieve karakter is in de tweede fase nog meer uitgesproken, terwijl na het tweede kritisch punt, deze negatieve eigenschap sterk vermindert en beide maten een grotere hoek vormen met de X-as.

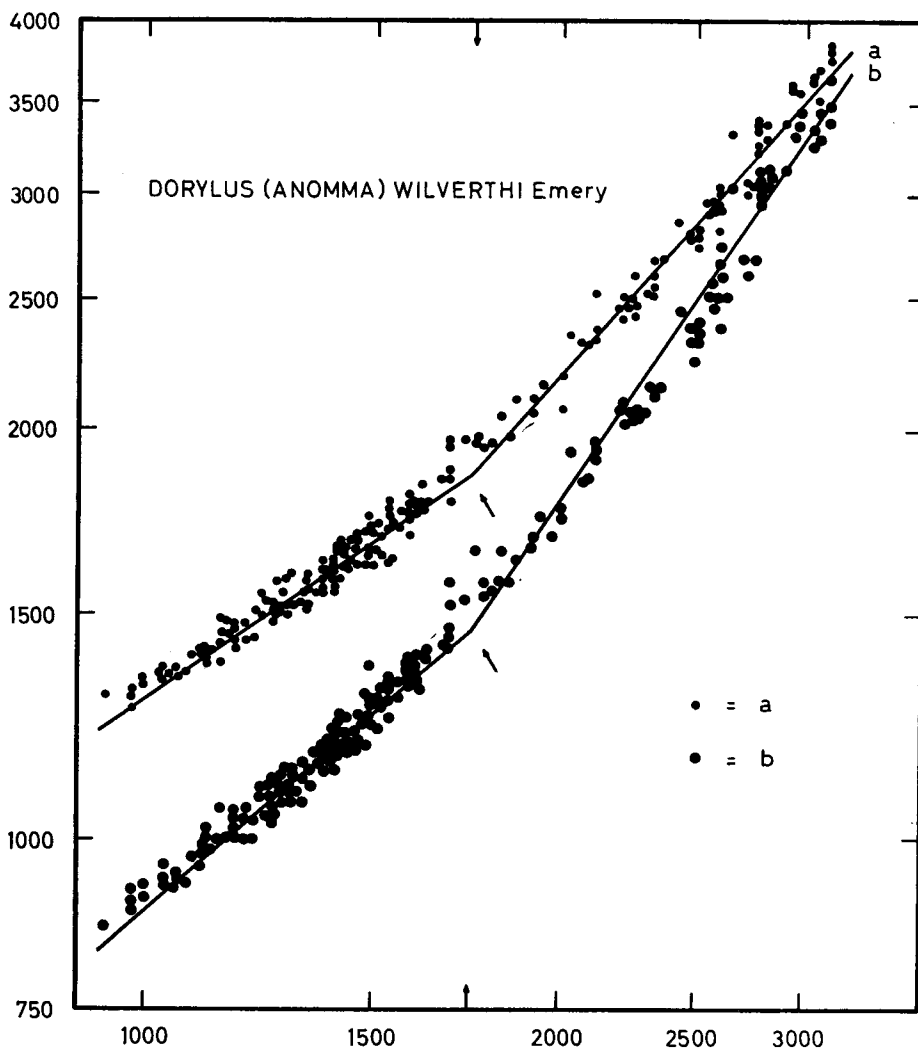
Eenmaal het derde kritische punt voorbij, is de toename veranderd en is de negatieve allometrie in een positieve overgegaan. Dit positief karakter is bij de kopbreedte veel meer uitgesproken dan bij de koplengte en nadert de eerst genoemde rechte meer en meer die van de koplengte.

Onderstaande tabel X geeft de vergelijkingen weer, die bij iedere fase behoren, met de overeenkomstige lichaamslengte (L.L.).

TABEL X

De allometrische vergelijkingen, die de toename uitdrukken in de vier fasen van de kopmaten bij de werksters van *wilverthi*.

Fase	Aantal	L.L. (mm)	Koplengte	Kopbreedte
I	48	2,30– 3,07	$Y = 23,11 X^{0,60}$	$Y = 11,28 X^{0,65}$
II	20	3,08– 4,29	$Y = 112,37 X^{0,35}$	$Y = 48,89 X^{0,42}$
III	145	4,30– 7,27	$Y = 9,62 X^{0,71}$	$Y = 2,16 X^{0,87}$
IV	72	7,28–13,00	$Y = 0,42 X^{1,13}$	$Y = 0,02 X^{1,48}$



FIGUUR 15.

Allometrische vergelijking van de koplengte (a) en kopbreedte (b) bij 217 werkers van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, voor een lichaamslengte van 4,3-13,0 mm.

Op de absis is de logaritme van de middentibia afgezet en op de ordinaat respectievelijk de logaritme van de koplengte (K.L.) en kopbreedte (K.B.) De kurven van de K.L. en K.B. vertonen, in tegenstelling met die van de scapuslengte, één duidelijke knik : de toename van beide maten gaat van negatieve naar positieve allometrie over (bij lichaamslengte ca 7 mm). De waarde van de allometrische constante „k” bedraagt voor de koplengte respectievelijk 0,71 en 1,13 en voor de kopbreedte 0,87 en 1,48.

Het verschil tussen de constanten staat statistisch vast. De overeenkomst tussen de waargenomen data en de berekende regressielijnen is voor de twee maten zeer goed.

Wij kunnen ons afvragen of deze drie kritische punten een objectieve verandering in de toename vertegenwoordigen. M.a.w. is het verschil tussen de gevonden waarden van de allometrische constante „k” reëel?

Om dit na te gaan, hebben wij gebruik gemaakt van de t-test volgens de methode van SNEDECOR (1950) en WEBER (1956).

In alle gevallen is de probabilliteit P veel kleiner dan 0,01 zoals uit onderstaande tabel XI blijkt.

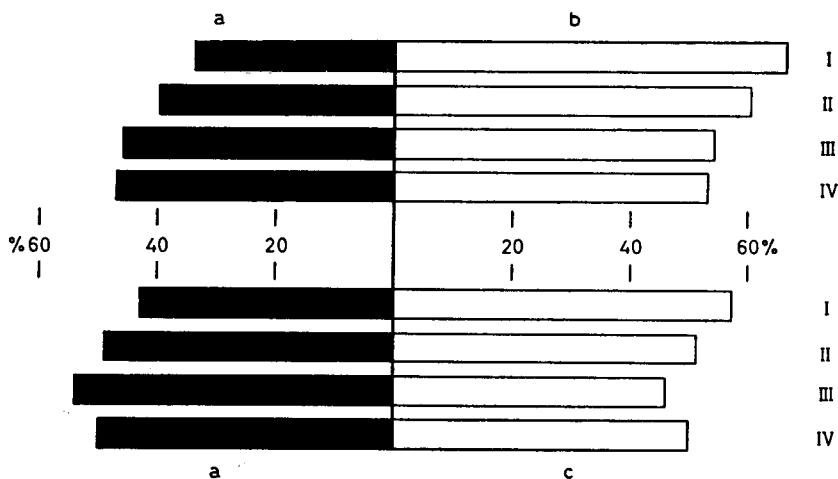
Het onderscheid tussen de verschillende constanten „k” is dus zeker en derhalve beantwoorden de kritische punten aan een objectieve verandering in de toename t.o.v. de standaardmaat.

Daarenboven blijkt eveneens uit de diagrammen, figuur 14 en 15,

TABEL XI

Vergelijking tussen de waarde van t als  $P = 0,01$  en de berekende waarde, voor de verschillende constanten „k” bij *wilverthi*.

n	Voor $P = 0,01$ t =	Koplenkte t berekend =	Fase	Kopbreedte t berekend =
64	2,66	5,2	I + II	4,0
161	2,61	9,1	II + III	12,4
213	2,60	14,5	III + IV	17,4



FIGUUR 16.

Staafdiagram van de verhouding tussen de lengte van de middentibia (a), koplenkte (b) en kopbreedte (c) bij de werksters van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery.

De verhoudingen zijn in dit diagram aangegeven in percenten. De indeling in 4 groepen berust op de allometrische uitslagen.

In iedere fase hebben de verhoudingen specifieke waarden.

dat de overeenkomst tussen de waargenomen data en de berekende allometrische regressielijnen voor alle stadia zeer bevredigend is.

HUXLEY (1927 en 1932) constateerde in zijn onderzoek bij *Dorylus* (*Anomma*) *nigricans* afwijkingen tussen de geobserveerde en berekende data van de kopbreedte. Zowel bij de grotere als bij de kleinere exemplaren traden duidelijke afwijkingen op. Een verklaring meende hij echter voor dit verschijnsel — zo het niet zuiver statistisch was — niet te kunnen geven.

Beschouwen wij zijn opgaven nader, dan ligt o.i. de volgende uitleg voor de hand (zie tabel XII) :

De indeling in zes klassen werd op voorhand gemaakt, zonder rekening te houden met de verspreiding van de afzonderlijke gegevens op dubbel logaritmische schaal. Deze methode zou alleen dan tot een gunstig resultaat zijn gekomen als tegelijkertijd én de basismaat én de veranderlijke regelmatig toenamen. In het onderhavige geval neemt alleen de abdomenbreedte — zoals in ons onderzoek de middentibia — regelmatig toe (zie tabel XII, waarin naast de opgaven van HUXLEY, tussen haakjes de door ons gevormde R.R. zijn opgenomen).

Berekent men slechts één „k” voor de gehele steekproef samen, dan kan deze constante nooit een juiste weergave zijn van de geconstateerde allometrie.

TABEL XII

De gegevens van HUXLEY (1932) voor abdomenbreedte (x) en kopbreedte (y) bij *Dorylus* (*Anomma*) *nigricans*. Tussen haakjes de door ons gevormde rekenkundige reeksen.

x = abdomenbreedte		y = kopbreedte	
138,3	(138,3)	165,3	(165,3)
176,0	(184,1)	223,7	(264,6)
220,3	(229,9)	300,2	(363,9)
272,7	(275,7)	427,6	(463,3)
324,2	(321,5)	567,3	(562,6)
367,5	(367,3)	661,9	(661,9)
De maten zijn in eenheden uitgedrukt.			

### 3. De verhoudingen

Deze vier stadia vinden wij eveneens terug in de waarde van de verhouding middentibia en koplengte en breedte.

Voor de allerkleinste exemplaren bedraagt de waarde van deze verhouding respectievelijk 0,51 en 0,75. Bij de koplengte stijgt deze waarde geleidelijk, naarmate de morfen groter worden, m.a.w. het verschil in lengte tussen de twee maten onderling neemt geleidelijk af, al blijft de koplengte steeds groter.

De kopbreedte is aanvankelijk eveneens groter dan de middentibia. In de derde fase zien wij echter een omkeer in de verhouding, terwijl in de vierde fase de gemiddelden van beide maten aan elkaar gelijk zijn. Dit alles duidt er op dat de aanwas van de kopbreedte na het tweede kritisch punt sneller verloopt dan die van de middentibia.

Onderstaande tabel XIII en staafdiagram, figuur 16 geven een overzicht van de gemiddelde waarden.

TABEL XIII

De waarde van enkele verhoudingen tussen middentibia (Ti-2 L.), koplengte (K.L.) en kopbreedte (K.B.) bij *wilverthi*.

Fase	Ti-2 L. /K.L.	Ti-2 L. /K.B.	K.L. /K.B.
I	0,51	0,75	1,47
II	0,67	0,96	1,44
III	0,85	1,16	1,36
IV	0,87	1,01	1,15

Het typische kenmerk van de soort *wilverthi*, nl, dat de kop langer is dan breed, geldt voor alle stadia (zie tabel XIII). Ofschoon deze karakteristiek meer uitgesproken is bij de kleinste werksters dan bij de allergrootste, zien wij toch bij deze laatsten een duidelijk verschil.

Dat de kopbreedte sneller toeneemt dan de koplengte, blijkt ook uit de waarde van de kopindex (K.I.), die immers bij toename van de lengte geleidelijk stijgt vanaf 67 tot 93. Tabel XIV geeft enkele gemiddelde waarden aan voor iedere fase.

Op het eerste zicht schijnt deze index volledig los te staan van een vierledige groepering van de kopmaten. Onafhankelijk immers van de kritische punten wordt de waarde van de index groter.

Bij nader toezien, blijkt echter dat het tweede kritische punt een duidelijke invloed heeft. Dit punt, dat eigen is aan al de besproken maten, scheidt de „puntenwolk”, die de data vormen op diagram, figuur 7a op bladzijde 31, in twee groepen (eerste indicator).

Bij de kleinste morfen van 2,3 tot 4,3 mm, vóór het tweede kritisch punt, constateren wij slechts een geringe toename van de index, maar vanaf 4,30 mm (= 925 mikron tibia-2 lengte) stijgt hij sneller.

TABEL XIV

De waarde van de kopindex (K.I.) en petiolusindex (Pe.I.) bij *wilberthi*.

L.L.	Fase	K.I.	Pe.I.	Fase
2,3-3,1	I	67	94	I
		69	89	
3,1-4,3	II	69	85	
		70	78	
4,3-7,3	III	71	74	II
		72	71	
		74	69	
		76	68	
7,3-13,0	IV	78	69	III
		80	70	
		84	70	
		85	70	
		88	68	
		92	69	
		93	70	

FIGUUR 17.

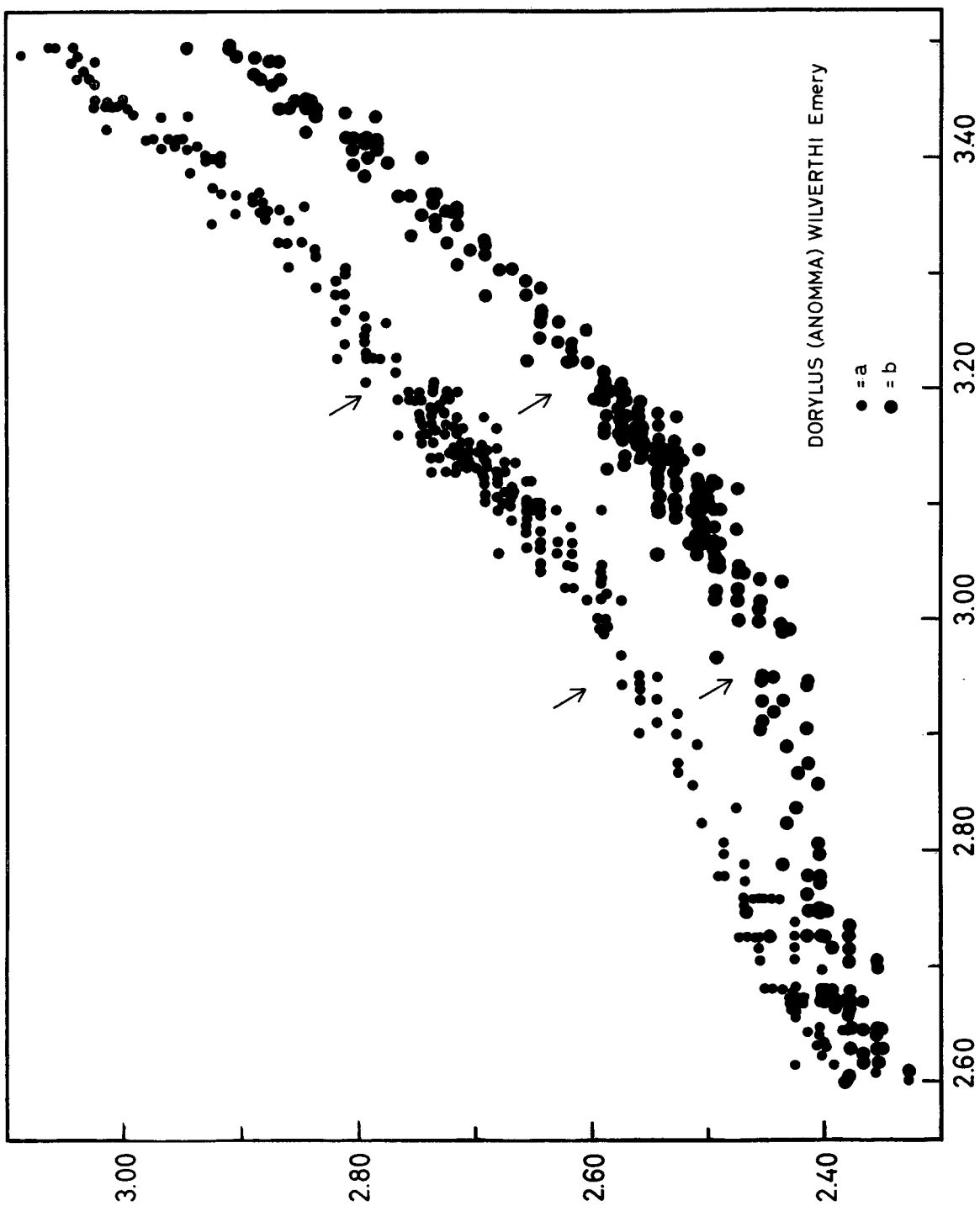


Diagram op dubbel logaritmische schaal van de petioluslengte (a) en petiolusbreedte (b) bij 285 werksters van *Dorylus (Anomma) wilberthi* Emery.

Op de absis de logaritme van de middentibia en op ordinaat de logaritme van de petioluslengte en breedte.

De uitgespreide data vormen in beide gevallen een ogenschijnlijke kromme, waarin men twee kritische punten kan onderscheiden (zie indicatoren).

Bovendien blijkt uit dit diagram dat de petiolusbreedte langzamer toeneemt dan de lengte. In tegenstelling met de koplengte en breedte is bij de allerkleinste morfen de lengte van de petiolus nagenoeg gelijk aan de breedte. Bij de grotere werksters is de lengte steeds groter dan de breedte.





## c) Petioluslengte (Pe.L.) en petiolusbreedte (Pe.B.)

### 1. De toename

De uitgespreide data op dubbel logaritmische schaal vertonen twee kritische punten, zodat wij in de allometrische toename drie fasen kunnen onderscheiden (zie diagram, figuur 17).

De eerste knik valt samen met het kritisch punt van de scapuslengte, de tweede en derde fase strekken zich uit over dezelfde lengteschaal als het derde en vierde stadium van de twee kopmaten.

Bij de allerkleinste morfen is de petiolusbreedte nagenoeg gelijk aan de lengte, terwijl het onderscheid tussen lengte en breedte steeds groter wordt, naarmate de werksters langer worden. Wij constateren dus juist het tegenovergestelde als bij de kopmaten. Hier immers werd het verschil tussen deze twee maten kleiner, naarmate de arbeidsters groter worden.

Relatief gezien blijkt de lengte van de petiolus meer toe te nemen dan de koplengte, maar minder snel dan de overige maten. De breedte daarentegen neemt, relatief gezien, het minst toe van al de hier besproken maten (zie tabel VI, pag. 37).

### 2. De allometrische constante

In de eerste twee fasen is de toename van de petiolusmaten negatief. Dit negatieve karakter is voor de breedte meer uitgesproken dan voor de lengte. Na het tweede kritisch punt wordt de allometrische toename positief: beide maten nemen even snel toe als de koplengte ( $k = 1,13$ ).

De overgang echter van negatieve naar positieve allometrie is voor de petiolusbreedte het grootst, hetgeen dus wijst op een snellere aanwas tegenover de lengte in het derde stadium.

Onderstaande tabel XV geeft de vergelijkingen voor iedere fase, met vermelding van de overeenkomstige lichaamslengte (L.L.).

TABEL XV

De allometrische vergelijkingen, die betrekking hebben op de drie fasen van de petiolusmaten bij *wilverthi*.

Fase	Aantal	L.L.	Petioluslengte	Petiolusbreedte
I	68	2,3– 3,3	$Y = 12,15 X^{0,50}$	$Y = 58,59 X^{0,23}$
II	145	4,3– 7,3	$Y = 1,01 X^{0,86}$	$Y = 4,58 X^{0,60}$
III	72	7,3–13,0	$Y = 0,13 X^{1,13}$	$Y = 0,09 X^{1,13}$

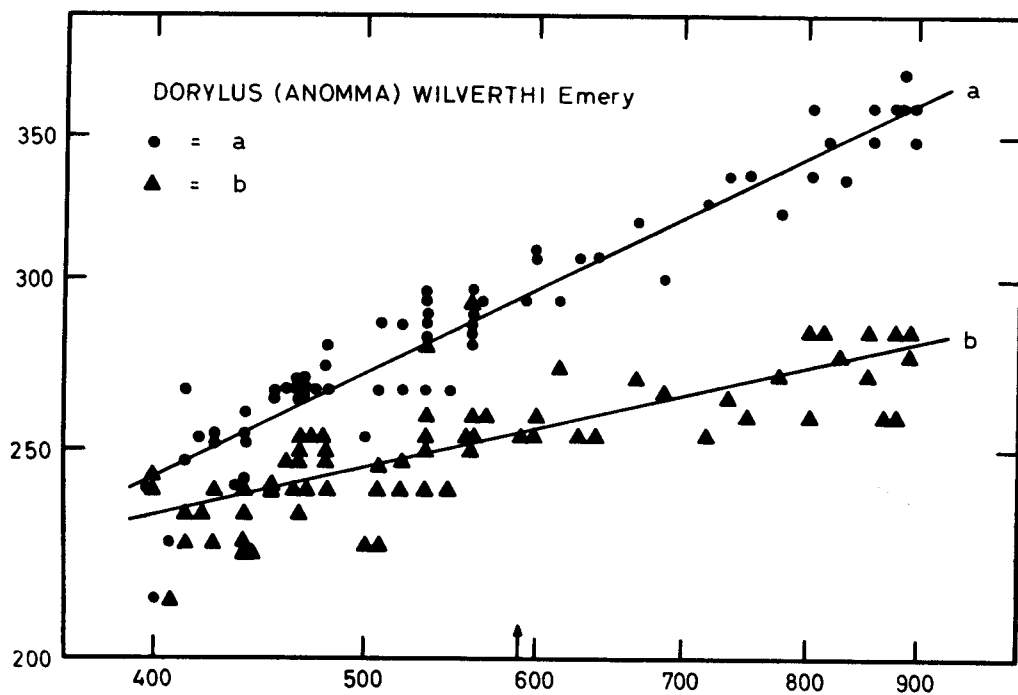
De indeling in drie fasen wordt gesteund door de uitslagen van de t-test. In alle gevallen is ook hier — evenals bij de kopmaten — P veel kleiner dan 0,01 (zie tabel XVI).

Het verschil derhalve tussen de respectievelijke constanten „k” is statistisch zeker en bijgevolg vertegenwoordigen de daarmee samenhangende fasen een objectieve verandering in de allometrische toename.

TABEL XVI

Vergelijking tussen de waarde van t als  $P = 0,01$  en de berekenwaarde, voor de verschillende constanten „k” bij *wilverthi*.

n	Voor $P = 0,01$ t =	Petioluslengte t berekend =	Fase	Petiolusbreedte t berekend =
209	2,60	10,8	I + II	9,1
213	2,60	6,3	II + III	11,9

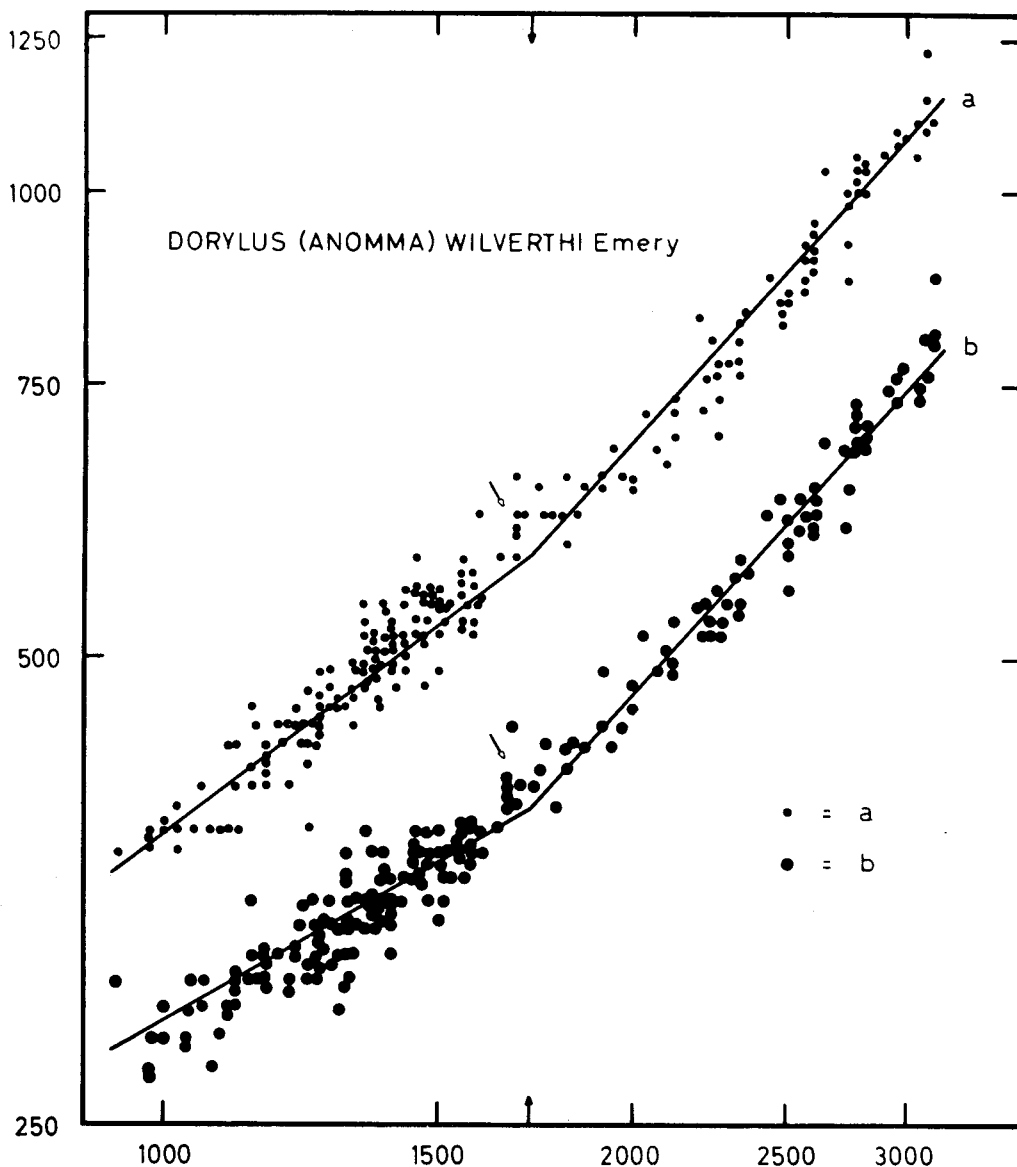


FIGUUR 18.

Allometrische vergelijking van de petioluslengte (a) en petiolusbreedte (b) bij 68 werksters van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, voor een lichaamslengte van 2,3-4,3 mm.

Op de absis de logaritme van de middentibia, op de ordinaat respectievelijk de logaritme van de Pe.L. en Pe.B.

De data groeperen zich rond de berekende rechten. In beide gevallen een uitgesproken negatieve allometrie. De waarde van de constante „k” bedraagt voor de lengte 0,50 en voor de breedte 0,23.



FIGUUR 19.

Allometrische vergelijking van de petioluslengte (a) en petiolusbreedte (b) bij 217 werkers van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, voor een lichaamslengte 4,3-13 mm.

Op de abscis de logaritme van de middentibia, op de ordinaat respectievelijk de logaritme van de Pe.L. en Pe.B.

Beide maten vertonen in dit bereik één kritisch punt, dat samenvalt met een overgaan van negatieve naar positieve allometrie.

De waarde van de constante „k” bedraagt respectievelijk 0,86 en 1,13 voor de lengte en 0,60 en 1,13 voor de breedte.

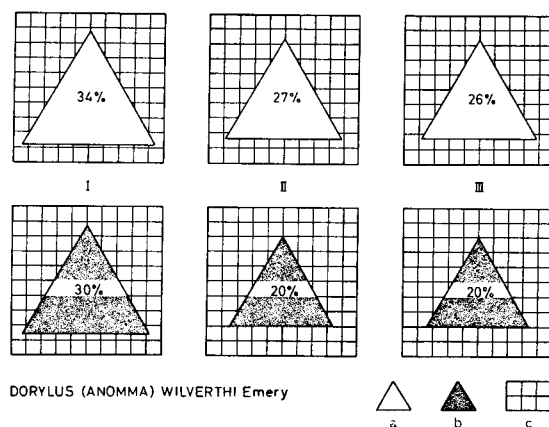
Het verschil tussen de constanten van figuur 18 en 19 staat statistisch vast (P kleiner dan 0,01).

De overeenkomst tussen de waargenomen data en de berekende regressielijnen is in beide gevallen goed.

Ofschoon de uitgespreide, waargenomen data op dubbel logaritmi-sche schaal ogenschijnlijk een kromme vormen, kunnen wij deze kurve verdelen in drie rechten (zie fig. 17). Iedere rechte beantwoordt aan een nieuwe fase in de toename, zoals eveneens blijkt uit diagram, figuur 18 en 19. De overeenstemming met de berekende rechten is zeer bevredigend.

### 3. De verhoudingen

Deze drieledige indeling komt eveneens tot uiting, als men de verhouding tussen de middentibia en de petiolus-maten nagaat. Onderstaande tabel XVII en blokdiagram, figuur 20 geven hiervan een overzicht.



FIGUUR 20.

Blokdiagram van de verhouding tussen de middentibia (c) en petioluslengte (a) en breedte (b) bij de werksterkaste van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery. De indeling in drie fasen, berust op de allometrische toename. De waarde van de verhouding — uitgedrukt in percenten — is voor de twee laatste fasen bijna hetzelfde, maar verschilt aanzienlijk tussen de kleinste morfen (I) en de twee andere stadia (II en III).

TABEL XVII

De waarde van de verhoudingen tussen middentibia (Ti-2 L.), petioluslengte (Pe.L.) en petiolusbreedte (Pe.B.) bij *wilverthi*.

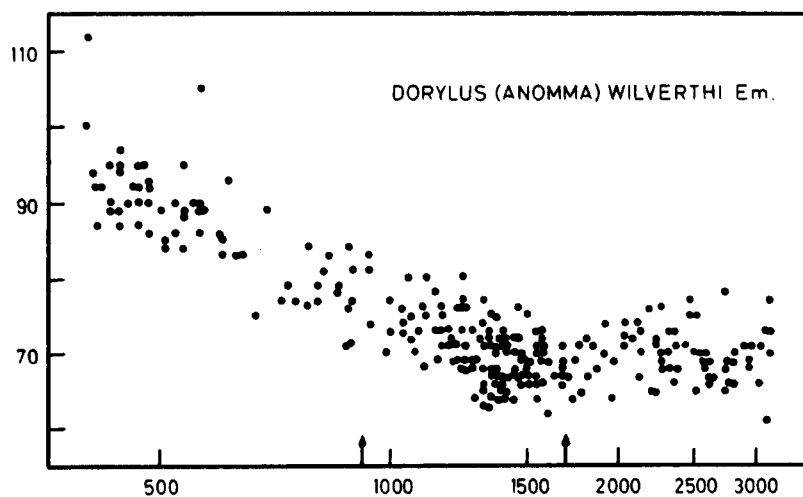
Fase	Ti-2 L. /Pe.L.	Ti-2 L. /Pe.B.	Pe.L. /Pe.B.
I	1,98	2,28	1,15
II	2,74	3,90	1,43
III	2,84	4,09	1,44

Het onderscheid tussen de waarden van deze verhouding is bijzonder opvallend tussen de kleinste morfen en de grotere. Het valt samen met het kritische punt, dat alle maten vertonen. Vanaf dit punt, d.w.z. vanaf een lichaamslengte van 4,3 mm, zien wij een geringe stijging in de verhouding, wat nadrukkelijk tot uiting komt in de vergelijking van de onderlinge maten van de petiolus.

Bij het merendeel van de kleinste werksters blijft de petiolus langer dan breed ( $\text{Pe.L./Pe.B.} = 1,15$ ), maar voor de allerkleinste morfen gaat deze karakteristieke eigenschap van *wilverthi* niet meer op. De petiolus kan even breed worden als lang en zelfs breder dan lang.

Oppervlakkig beschouwd, vertoont de petiolusindex (Pe.I.) een zeer merkwaardig verloop (zie diagram, figuur 7b en tabel XIV, pag. 52). In tegenstelling met de kopindex, vinden wij de grootste waarden bij de kleinste exemplaren. Naargelang de werksters langer worden, neemt de waarde van de index af. Deze afname is evenredig met de toename van de logaritme van de middentibia (zie semi-logaritmisch diagram, figuur 21). Vanaf de tweede indicator op deze figuur, d.w.z. vanaf het tweede kritische punt, neemt de index niet meer af, maar blijft hij schommelen in de derde fase tussen 68 en 70.

Ook de eerste twee fasen worden gekenmerkt : een snelle daling in



FIGUUR 21.

Semi-logaritmisch diagram van de petiolusindex bij 285 exemplaren van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery.

Op de absis de logaritme van de middentibia, op de ordinaat de petiolusindex. Voor de eerste twee stadia blijkt de waarde evenredig af te nemen met de toename van de logaritme. In de derde fase schommelt de index — vanaf 1725 mikron (zie indicator) — rond 70.

de eerste fase (links van de eerste indicator), een meer gematigde in het tweede stadium (rechts van de eerste indicator).

### III. — *Interpretatie*

Men kan zich afvragen in hoeverre deze biometrische en allometrische uitslagen beantwoorden aan het morfologisch uitzicht van de werkster. Hebben wij te doen met echte, afzonderlijke klassen of groepen, zoals COHIC (1948) aanneemt voor *Dorylus (Anomma) nigricans*, of beantwoorden de gebroken kurven alleen aan verschillende fasen van allometrische toename?

Wat deze laatste vraag betreft, kunnen wij thans afdoend antwoorden. De allometrie van de kopmaten dringt een vierledige groepering op, omdat het onderscheid tussen de verschillende constanten statistisch zeker is. De fasen, die door deze constanten naar voren worden geroepen, staan echter niet los van elkaar. De gevonden rechten vertonen immers alleen kritische punten en geen discontinuïteit. Dit blijkt niet alleen uit de verspreiding van de waargenomen data op dubbel logaritmische schaal, maar ook uit de berekende waarden van  $\bar{Y}$ , wanneer men in de verschillende vergelijkingen aan  $X$  een bepaalde waarde toekent (zie figuur 22 en tabel XVIII).

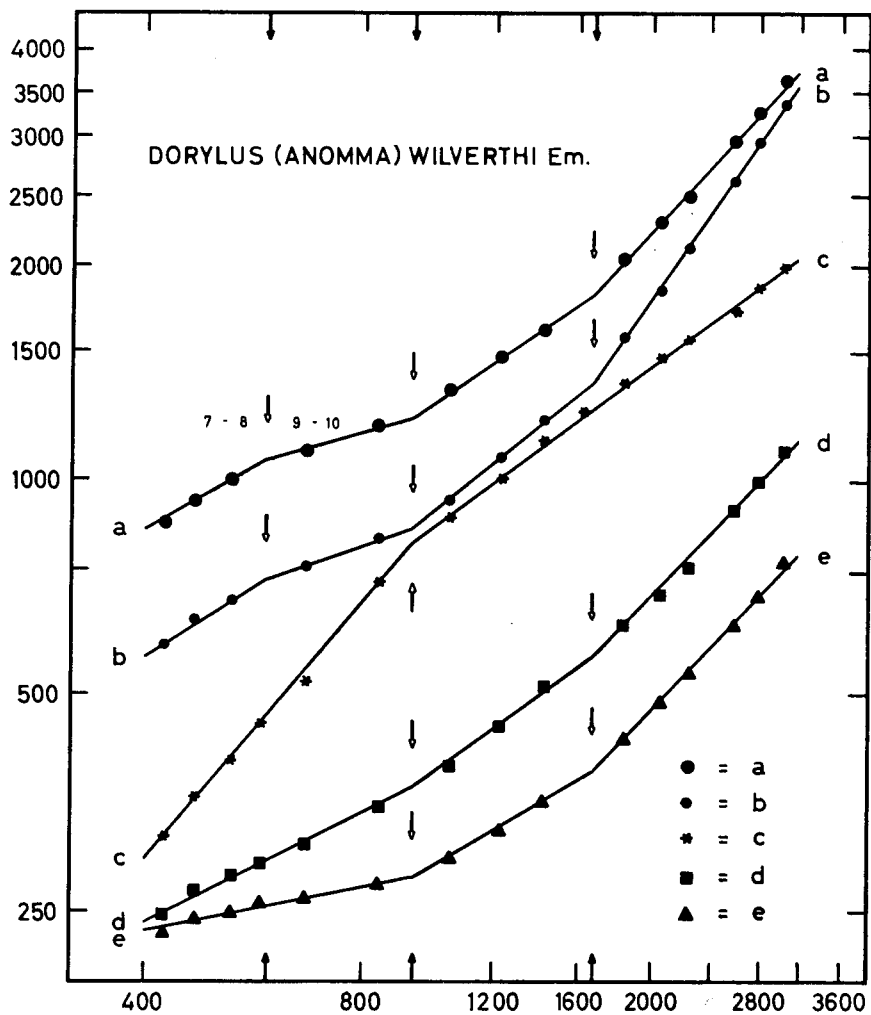
TABEL XVIII

De overeenkomst tussen de waarden van  $\bar{Y}$ , berekend met de allometrische vergelijkingen van koplengte en kopbreedte, wanneer men aan  $X$  (midentibia) respectievelijk de eind- en beginwaarde van twee opeenvolgende fasen toekent.

Fase	Koplengte		Kopbreedte	
	log $X$	log $Y$	log $X$	log $Y$
I	2,77	3,03	2,77	2,86
	2,77	3,02	2,77	2,86
II	2,97	3,09	2,97	2,94
	2,97	3,08	2,97	2,93
III	3,23	3,27	3,23	3,16
	3,23	3,27	3,23	3,16

Daarenboven zijn overgangen van de ene fase naar de andere voorhanden, die morfologisch steeds aantoonbaar zijn.

De interpretatie van COHIC (1948) is foutief, omdat zijn uitgangs-



FIGUUR 22.

Diagram van de allometrische regressielijnen van koplengthte (a) kopbreedte (b), scapuslengthte (c), petioluslengthte (d) en petiolusbreedte (e) bij 285 exemplaren van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, voor een lichaamslengthte van 2,3 tot 13,0 mm.

Op de absis de logaritme van de middentibia, op de ordinaat de logaritme van de beschouwde maten.

Naarmate de werksters groter worden, verandert de allometrische toename van de afzonderlijke maten t.o.v. de middentibia, zeer sterk.

De aanwas van de koplengthte en breedte vertoont drie kritische punten, de toename van de petiolusmaten twee en van de scapus één. Dit laatste kritische punt is eigen aan al de besproken maten.

punt verkeerd is. Zoals wij zagen op blz. 11, gaat deze auteur uit van een frequentiecurve van de kopbreedte, ingedeeld in 61 klassen. Hierop meent hij te moeten besluiten, dat de werksterkaste bij *nigricans* vier groepen omvat. Voor ieder van deze groepen afzonderlijk, wordt daarna de allometrische constante berekend. Hierin schuilt juist zijn foutieve zienswijze. Het berekenen van één of meer constanten kan en mag alleen maar afhangen van de verspreiding van de originele gegevens in een logaritmisch diagram.

In ons geval vormt deze verspreiding een ogenschijnlijke kromme, die nergens hiaten of sprongen vertoont, waardoor discontinuïteit en bijgevolg afzonderlijke klassen moeten worden uitgesloten.

Uit deze verspreiding volgt tevens, dat wij bij *Dorylus (Anomma) wilverthi* te doen hebben met slechts één werksterkaste. Op grond van de allometrie der kopmaten kan men echter in deze werksterkaste vier fasen onderscheiden, die alleen afhankelijk zouden zijn van de duur van het larvale stadium : een kleine larve was niet in de gelegenheid om uit te groeien tot een groot exemplaar, maar onderging reeds vroegtijdig de nimfose. Grote arbeidsters zouden alleen ontstaan, omdat hun nimfose pas plaats had, nadat zij tot volwassen larven waren uitgegroeid (HUXLEY, 1932).

Zou deze verklaring juist zijn, dan kan men het polymorfisme van de trekmiere eenvoudig verklaren door een verschillend voedselregiem (trofogeën), terwijl de genetische constitutie (blastogeën) van al de werksters hetzelfde zou zijn.

De namen, die de oudere auteurs (zoals EMERY, 1895; FOREL, 1904; MAYR, 1896; ROGER, 1861; SANTSCHI, 1911 en WASMANN, 1904) reeds gebezigd hebben voor de verschillende vormen, kunnen wij zonder bezwaar overnemen. Wij zullen derhalve — in tegenstelling met HUXLEY (1932) — in het vervolg spreken van werkster minima, minor, media en maior. Oorspronkelijk werd deze indeling vaak geheel willekeurig toegepast, zelfs nog onderverdeeld, maar thans zijn wij in staat om aan ieder van deze namen een welbepaalde allometrische fase te verbinden.

De benaming „soldaat” vervalt hiermee volkomen. Noch fysiologisch, noch morfologisch kan men — zoals wij reeds vroeger hebben aangetoond (RAIGNIER-VAN BOVEN, 1954 en 1955) — deze benaming rechtvaardigen. De allometrische uitslagen van ons onderzoek, bevestigen deze zienswijze volkomen.

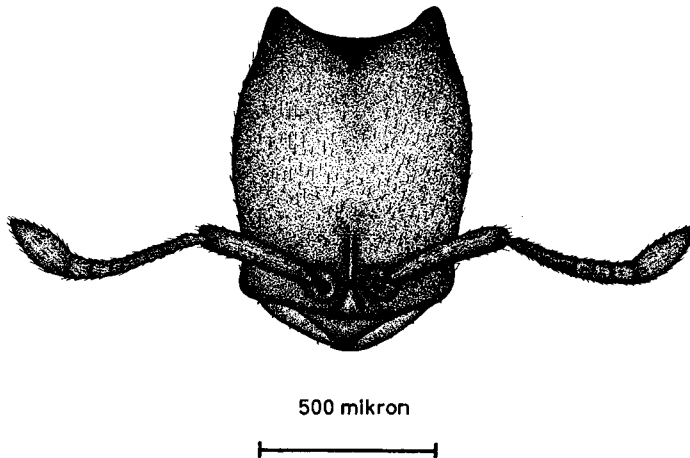
Achtereenvolgens zullen wij de vier fasen in de werksterkaste afzonderlijk bespreken.

#### a) De werkster minima (2,3-3,1 mm).

Morfologisch vertonen de allerkleinste werksters van *wilverthi* zonder twijfel typische en geheel eigen verschillen.



De kopindex schommelt rond 69, omdat de lengte van de kop, door het vooruit steken van de clypeus, relatief veel groter is dan bij de grotere werksters (figuur 23 en 24). Ook bij deze kleinste morfen is de kop aan haar achterrand het smalst, maar tegelijkertijd is de breedte aan de basis van de kaken niet veel verschillend met die van de achterrand. Even achter



FIGUUR 23.

Kop van een werkster minima (fase I) van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery. De lengte van de kop is veel groter dan de breedte, terwijl de grootste kopbreedte gelegen is ter hoogte van de vertex. De achterhoofdsrand is driehoekvormig uitgehold, zonder de karakteristieke tandjes. De achterhoofdshoeken zijn stomp. De clypeus is kielvormig en bedekt grotendeels de gesloten kaken. Aan de basis van de kaken is de kop verbreed, typisch voor deze morfen. De sprietschaft is kort en dik, terwijl de zweep acht leedjes bezit.

FIGUUR 24.



Koppen van werksters van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, nest DORYLUS IX A (collectie Raignier-van Boven C 691), Yangambi, Belg. Congo, 26/VII/1949, coll. van Boven 915.

- a : Fase IV : de werkster maior, die gekenmerkt wordt door grote variabiliteit, hoofdzakelijk te wijten aan de kopbreedte en aan de kaak (7,3-13,0 mm).
- b : Fase III : de werkster media, allometrische evenwichtstoestand (4,3-7,3 mm).
- c : Fase II : de werkster minor (3,1-4,3 mm) en
- d : Fase I : de werkster minima (2,3-3,1 mm). Beide fasen vertonen een vermindering van het aantal sprietleedjes van 10 tot 7, terwijl de clypeus meer en meer vooruitsteekt. De maximale kopbreedte verschuift naar de vertex en de kaakontwikkeling is regressief.

Vergroting 10,5 x.

de kaken verbreedt de kop plotseling vrij sterk, terwijl de maximale kop-breedte gelegen is op de vertex.

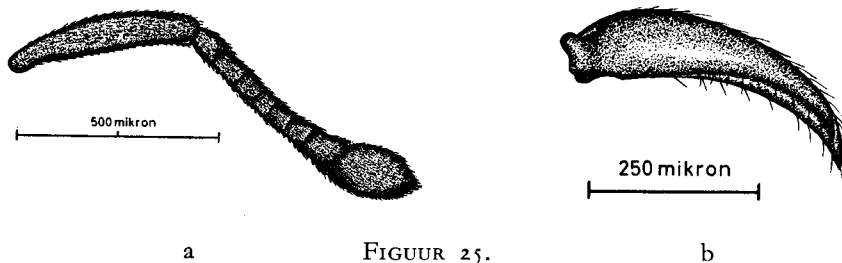
TABEL XIX

De wijziging in de waarde van de scapusindex (Sc.I.) met afname van de lichaamslengte (L.L.) bij *wilverthi*.

L.L.	Sc.I.	L.L.	Sc.I.
12,4 mm	13	3,3 mm	20
10,0 mm	12	3,0 mm	22
8,0 mm	14	2,8 mm	23
6,5 mm	14	2,6 mm	24
5,3 mm	15	2,4 mm	25
4,2 mm	17		
3,6 mm	18		

De achterhoofdsrand is scherp driehoekig uitgesneden en de achterhoofdshoeken missen de typische, uitwijkende tandjes.

De scapus is kort en breed (figuur 25a) en aangezien de breedte ( $k = 0,60$ ) veel langzamer toeneemt dan de lengte ( $k = 1,20$ ), blijft de scapus-



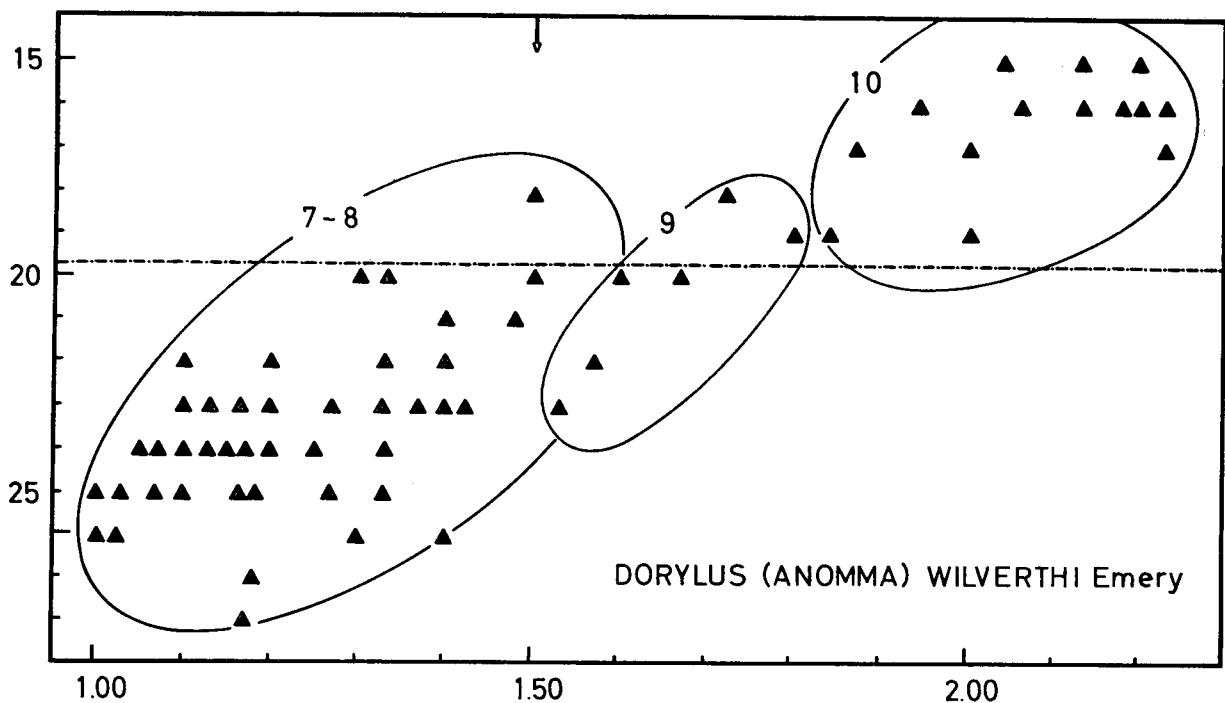
25 a : Spriet van een werkster minima (fase I) van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery.

De shaft is kort en breed. De funiculus heeft 8 leedjes, waarvan de pedicellus, het tweede en derde lid, evenals de knots langer dan breed zijn. Het tweede lid is bij alle werksters minima veel langer dan breed.

Pilositeit en pubescentie zijn goed ontwikkeld.

25 b : Kaak van een werkster minima, zelfde exemplaar als 25 a.

De kaak is zwak gebogen en eindigt in een tamelijk spitse apicaaltand. Alleen de basaaltand is aanwezig, terwijl de subapicaaltand en tussentandjes ontbreken.



FIGUUR 26.

Diagram van de scapusindex (Sc.I.) bij 68 werksters van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, voor een lichaamslengte van 2,33-4,29 mm.

Op de absis de relatieve toename van de middentibia, als de kleinste lengte gelijk gesteld wordt aan 1. Op de ordinaat de index.

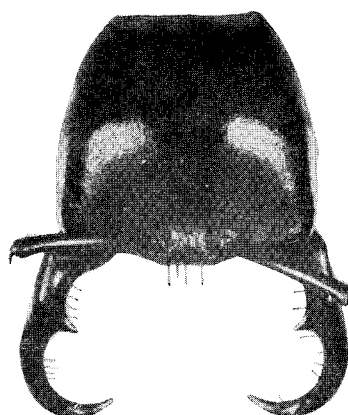
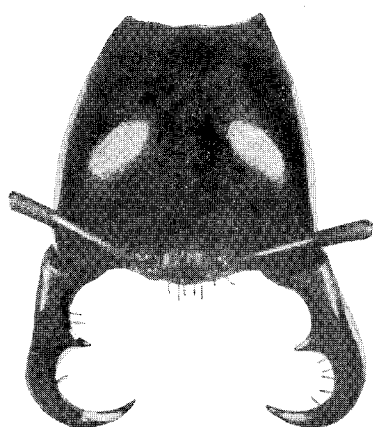
De ovalen geven het aantal sprietleedjes aan voor de werkster minima (links van de pijl) en voor de werkster minor (rechts van de pijl). De stippellijn scheidt de twee gebieden van de scapusindex, waaruit blijkt dat bij de werkster minima deze index steeds groter is dan 20, bij het merendeel der werksters minor kleiner dan 20.

index (Sc.I.) steeds groter dan 20. De waarde van de index daalt, zodra wij het eerste kritische punt van de kopmaten voorbij zijn (zie diagram, figuur 26 en tabel XIX).

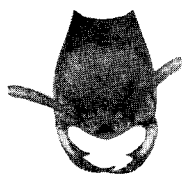
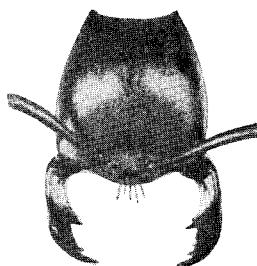
Taxonomisch heeft deze scapusindex bij de trekmiere grote betekenis. Immers bij de groep *nigricans* vinden wij hetzelfde verschijnsel terug, terwijl bij de andere soorten van *Anomma*, zoals *emeryi*, *kobli*, *gerstäckeri* en *titan*, de scapusindex bij alle arbeidsters groter is dan 20.

Ofschoon ook bij deze laatste vormen de waarde van de index stijgt, naarmate de werksters kleiner worden, komt ze bij de allerkleinste morfen toch vaak overeen met die van *wilverthi* en de groep *nigricans*.

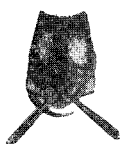
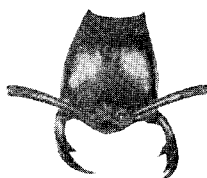
Daar andere morfologische en tegelijkertijd dichotomische kenmerken ontbreken, zoals bijvoorbeeld de achterhoofdstandjes bij *wilverthi*, faalt iedere diagnose voor de allerkleinste werksters van de *Anomma*'s.



a



b



c



d



Men zou zelfs geneigd zijn te veronderstellen dat alle *Anomma* vormen convergeren, zodra wij te doen hebben met de werkster minima. Eenmaal deze lengtefase gepasseerd, vertonen de werksters differentiaties, die steeds duidelijker worden, naarmate de lichaamslengte toeneemt. Bij de allergrootste arbeidsters treedt de differentiatie in zijn grootste omvang naar voren en kunnen zelfs kolonie-eigen verschillen aan de dag treden. In deze fase verdwijnt opnieuw het stabiele karakter en kan voornamelijk de kopvorm in één en dezelfde kolonie sterk verschillen.

Naast een positieve correlatie tussen de middentibia en de scapus-index, bestaat er eveneens een verband tussen het aantal sprietleedjes en de lengte van de middentibia (diagram, figuur 26). Alleen bij de werkster minima bedraagt dit aantal 7-8. Onmiddellijk na het eerste kritische punt van de kopmaten, dus bij de werkster minor, stijgt dit aantal tot 9 of 10.

Beide fasen vertonen hier een verschijnsel dat men terug vindt bij de Ichneumoniden, waarbij volgens BERNARD (1952) de imago's, die voortkomen uit ondervoede larven, een vereenvoudigde spriet vertonen.

Bovendien missen de leedjes een ander typisch kenmerk. Zij zijn vaak breder dan lang, uitgezonderd de pedicellus, lid twee en drie en de knots.

De werksters minima bezitten een kaak, die sterk verschilt van die van de grotere werksters. Zij is bijna lineair, voorzien van een kleine, maar scherpe, iets naar binnen gebogen apicaaltand. Alleen de basaaltand is ontwikkeld, terwijl de subapicaaltand steeds ontbreekt. De binnenrand is vaak bezet met enkele borstelharen, ofschoon tussentandjes meestal afwezig zijn (zie figuur 25b).

Zoals wij zagen, namen de koplengte en breedte toe met een negatieve allometrie ( $k = 0,60$  en  $0,65$ ). De petioluslengte en breedte eveneens, maar in dit geval is het negatieve karakter nog meer uitgesproken ( $k = 0,50$  en  $0,23$ ). Bij de werkster minima is de petiolus ongeveer even lang als breed, van voren iets smaller dan van achteren. De petiolusindex neemt af met de toename van de lengte en zijn waarde daalt van 112 tot 84.

Ook hier gaat het dichotomische kenmerk : duidelijk langer dan breed, niet op, zodra men de kleinste morfen onderzoekt. Evenals de algemene kopvorm en de configuratie van de spriet, komt de petiolus in vorm overeen met die van de kleinste werksters van andere *Anomma* soorten.

Het gaster vertoont — in tegenstelling met de grotere exemplaren — een zeer duidelijke insnoering, juist achter het basaalsegment. Het dorsale midden van de achterrand is geribd en bezet met dwarse, evenwijdige chitine ribben. Oppervlakkig beschouwd, zou men zoals EMERY (1895), denken met een striduleerorgaan te doen hebben. Een werkelijk striduleerveld konden wij echter bij mikroskopisch onderzoek niet met zekerheid vaststellen. De meningen, omtrent het striduleer-vermogen van de trekmiëren lopen trouwens zeer uiteen.

Reeds SHARP (1893) ontkende de mogelijkheid tot stridulatie bij *Dorylinae*, evenals bij *Dolichoderinae* en *Camponotinae*. WHEELER (1926) bevestigde deze zienswijze volledig, op grond van zijn onderzoek bij *Dorylus*, *Aenictus*, *Cheliomyrmex* en *Eciton*, de Amerikaanse tegenhanger van de afrikaanse trekmieren. Wel merkt hij op en dit is in ons geval zeer interessant, dat bij één soort van *Eciton* (*Eciton opacithorax*) het middenge-deelte van de dorsale zijde van de postpetiolus, evenals het basaalsegment van het gaster dwarsgestreept was. Deze dorsale differentiatie zou, volgens WHEELER, kunnen wijzen in de richting van de chitine ribben bij de *Ponerinae* en *Myrmicinae*.

Een geheel andere en zelfs verrassende zienswijze geeft MARCUS in 1947. Alle subfamilies zouden een werkzaam striduleerorgaan bezitten. Bij *Ponerinae* en *Myrmicinae* ligt het — zoals oudere auteurs o.a. JANET (1893 en 1894) reeds hadden vastgesteld — tussen gaster en postpetiolus. Bij *Dorylinae*, *Dolichoderinae* en *Formicinae* daarentegen zou het gelegen zijn tussen thorax en abdomen.

MARCUS demonstreert zijn zienswijze o.a. bij *Eciton legionis*, waarbij het striduleerveld zich dorsaal bevindt tussen thorax en petiolus.

Als deze zienswijze juist is, dan vertegenwoordigen de chitine ribben op de achterrand van het basaalsegment bij de werkster minima zeker geen striduleerapparaat. Alleen door goed gefixeerd materiaal zal deze kwestie afdoende kunnen worden opgelost.

De kleur van de werkster minima is overwegend lichtgeel tot lichtbruin en praktisch steeds veel lichter dan bij de overige werksters. De pubescentie en pilositeit zijn overvloedig over het gehele lichaam verspreid.

Ook fysiologisch onderscheiden zich deze kleinste morfen van de overige werksters. Zij nemen — voorzover onze waarnemingen thans reiken — nooit deel aan de uiterlijke activiteit van de kolonie. Op een rooftocht zal men de werkster minima tevergeefs zoeken, met graafwerk aan de nestpoorten houden zij zich schijnbaar niet bezig, terwijl men ze alleen in het nest, temidden van kluwen broed en werksters kan ontdekken. Zowel de straatmonsters, evenals de acht extirpaties van nesten wijzen geheel en al in deze richting (RAIGNIER-VAN BOVEN, 1954 en 1955).

Daartegenover staan de andere werksters, die aan de rooftocht deelnemen, op buit jagen of actief graafwerk verrichten langs de oprukkende colonne en aan de nestpoorten. Al deze werksters — groot of klein — kunnen een immobilisatie ondergaan onder de vorm van een kataleptische houding, naast of boven de voorbijtrekkende colonne.

Op grond van deze fysiologische en morfologische afwijkingen, zou men geneigd kunnen zijn om deze werksters minima als mikrergaten te beschouwen.

Volgens proeven van GOESSWALD (1938) en GOETSCH (1940 en 1947)

zouden mikrergaten het ontstaan te danken hebben aan blastogene invloeden in het ei. Ofschoon trofogene factoren in het daaropvolgend larvale stadium invloed kunnen hebben — vandaar de geringe verschillen in grootte bij deze kleinste werksters — groeien deze larven nooit uit tot normale werksters, zelfs niet bij overvloedige voeding.

Mikrergaten zijn typisch voor pas gestichte, jonge mierenstaten. Zij vormen het eerste broed van de pas bevruchte koningin, die twee verschillende eitypen kan voortbrengen (EIDMANN, 1931), ofschoon zij gedurende de gehele levensduur van de kolonie regelmatig kunnen verschijnen. Zowel fysiologisch als morfologisch — aldus de twee geciteerde auteurs — onderscheiden zij zich van de „normale” werksters.

Of de werkster minima van *wilverthi* een mikrergaat is in de zin van GOESSWALD en GOETSCH, kan ons biometrisch onderzoek noch ontkennen, noch bevestigen. Wel mag men zeggen, dat — gezien onze uitslagen — de trofogene verklaring in de zin van EMERY (1894 e.a.) voor het ontstaan van deze kleinste morfen meer voor de hand ligt, dan een beroep op blastogene invloeden in het ei. Temeer, daar de merkwaardige vermindering van het aantal sprietleedjes, door trofogene invloed kan verklaard worden. Daarom zullen wij in het vervolg spreken van werkster minima en niet van mikrergaat.

#### b) De werkster minor (3,1-4,3 mm).

De kleinste morfen uit dit stadium vertonen nog zeer veel overeenkomst met de werkster minima en bij hen ligt de maximale kopbreedte voorbij het midden. De achterhoofdsrand is scherp driehoekvormig uitgesneden (zie figuur 24 en 27).

Zodra wij echter de grotere exemplaren van deze fase onderzoeken (ca 4,0 mm) blijkt dat de grootste kopbreedte naar voren verschoven is en meer in het midden van de koplengte ligt. Oraal lopen de zijranden parallel. De achterhoofdshoeken zijn thans meer geaccentueerd, ofschoon de kleine tandjes nog steeds ontbreken.

De clypeus blijft kielvormig, al springt hij bij de grotere exemplaren niet meer zover naar voren uit.

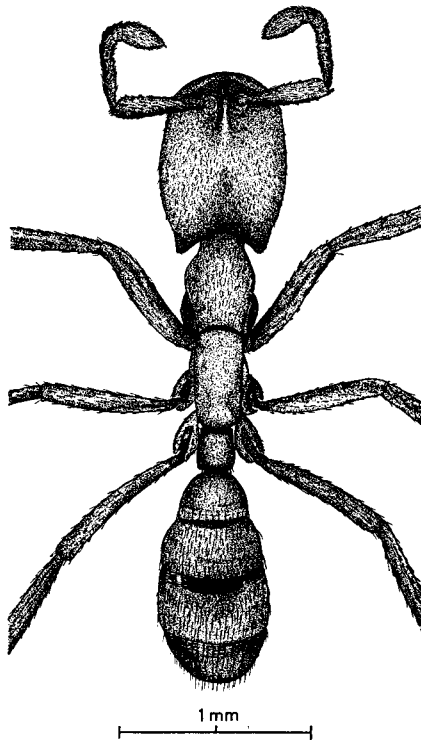
De allometrische toename van de koplengte en breedte is zeer gering en negatief. De kopbreedte ( $k = 0,42$ ) neemt iets sneller toe dan de lengte ( $k = 0,35$ ), terwijl de kopindex stijgt tot 70.

Alleen bij de grotere morfen zijn de sprietleedjes duidelijk langer dan breed en stijgt het aantal van 9 tot 10. De schaft komt overeen met die van de werkster minima. De kaken zijn eveneens nog klein, maar bij toename van de lengte ontwikkelt zich de basaalrand meer en meer.

De allometrische aanwas van de petioluslengte en breedte is hetzelfde als bij de werkster minima ( $k = 0,50$  en  $0,23$ ), ofschoon het onderscheid

tussen de lengte en breedte thans duidelijk waarneembaar en constant is. De petiolusindex daalt tot 78.

De insnoering achter het basaalsegment van het gaster is bij de grotere werksters van dit stadium verdwenen, terwijl de pilositeit en pubescentie afnemen.



FIGUUR 27.

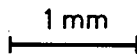
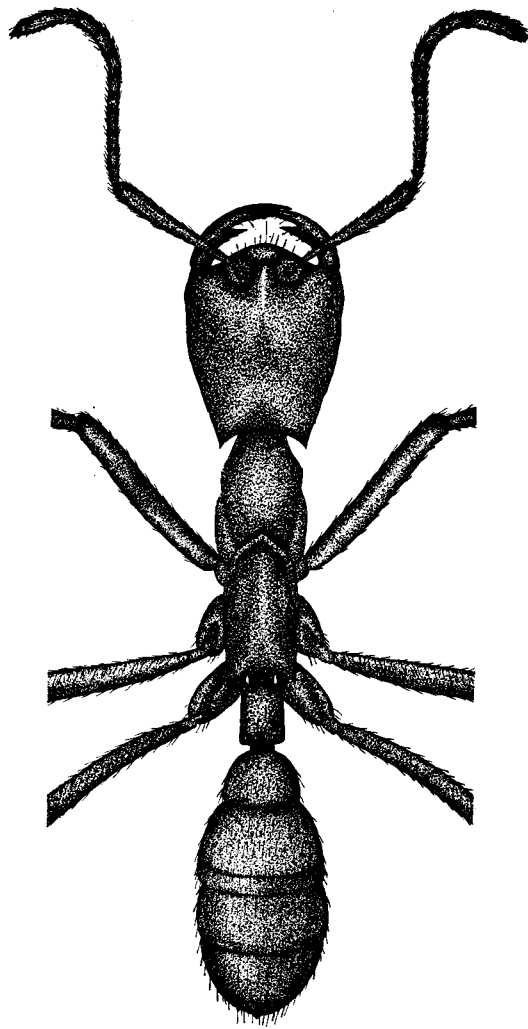
Werkster minor (fase II) van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, getekend naar een exemplaar uit nest DORYLUS I, Yangambi, Belg. Congo, VI/1949. Lichaamslengte 3,2 mm, aantal sprietleedjes 9, petiolus langer dan breed. De overeenkomst met de werkster minima is bij deze lengte nog duidelijk waarneembaar : de clypeus springt driehoekvormig naar voren, de achterhoofdsrand is scherp driehoekig uitgesneden, de schaft is kort en plomp, de pilositeit en pubescentie zijn goed ontwikkeld.

In straatmonsters vertegenwoordigen de werksters minor ongeveer 5 tot 6 % van de totale bevolking. Zij zijn tevens de kleinste werksters, die aan rooftochten deelnemen.

c) De werkster media (4,3-7,3 mm)

Deze fase maakt verreweg het grootste deel uit van een *wilverthi* populatie. In rooftochten vertegenwoordigen zij 75 tot 80 % van de uittrekkende colonne.





FIGUUR 28.

Werkster media (fase III) van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, getekend naar een exemplaar uit nest DORYLUS IX, Yangambi, Belg. Congo, 26/VII/1949.

Lichaamslengte 6,4 mm.

In deze fase vinden wij alle „typische” *wilverthi*-kenmerken terug. De achterhoofdshoeken zijn steeds scherp en bij het overgrote merendeel voorzien van scherpe, uitstaande tandjes. De spriet is slank en steeds tienledig. De kaken bezitten in dit stadium, naast een scherpe apicaaltand, een flinke basaal- en subapicaaltand, met kleine tussentandjes.

Evenals bij de grootste exemplaren van de werksters minor, ligt de maximale kopbreedte in het midden van de kop en lopen de kopzijranden parallel in het voorste gedeelte. De achterrand is breed driehoekvormig uitgesneden en bij het overgrote merendeel voorzien van uitstekende, scherpe tandjes (zie figuur 24 en 28).

De beide kopmaten vertonen nog steeds een negatieve allometrie, maar de tangens is in dit stadium veel groter geworden en bedraagt ruim  $35^{\circ}$  voor de lengte van  $41^{\circ}$  voor de breedte. De kopindex neemt geleidelijk toe en zijn waarde schommelt tussen 71 en 76.

De clypeus steekt nog steeds, vaak echter zwak, driehoekvormig uit. De scapus is lang en slank en vanaf deze fase neemt hij negatief toe ( $k = 0,73$ ). Bij alle exemplaren zijn de sprietleedjes veel langer dan breed en blijft hun aantal constant tien.

Bij de kleinere morfen van deze fase, zijn de kaken alleen voorzien van een goed ontwikkelde basaalrand. Naarmate de werkster media groter wordt, verschijnt naast de basaalrand een subapicaalrand.

De petiolus is steeds langer dan breed en het onderscheid tussen lengte en breedte is meer uitgesproken dan bij de werkster minor. De waarde van de index daalt geleidelijk in deze fase van 74 tot 68 (gemiddelde waarden).

De pilositeit, eigen aan de kleinste werksters, vermindert en verdwijnt bijna geheel en al bij de grotere individuen van dit stadium.

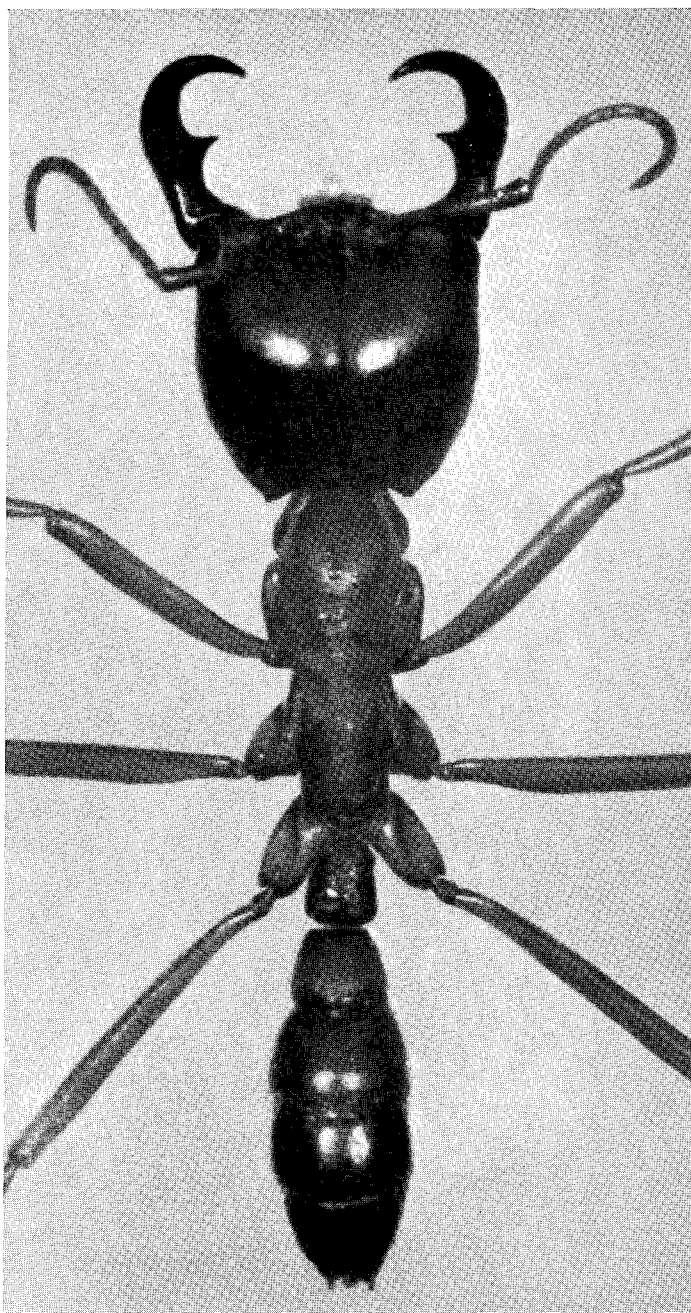
De werkster media is de eerste fase, waarin alle typische eigenschappen van *Dorylus* (*Anomma*) *wilverti* zijn vertegenwoordigd. Daarenboven bezit zij, tenminste voor een *Anomma*, een maximale uniformiteit van morfologische kenmerken. De afwijkingen, die ook hier kunnen voorkomen, zijn nooit zo groot, dat zij een determinatie onzeker maken. Op de volgende fase heeft ze voor, dat kleurschakeringen en sculptuurnuanceringen gering zijn, terwijl kolonie-eigen verschillen voor deze fase onbekend zijn.

Op de taxonomische waarde van dit stadium zullen wij terugkomen in Hoofdstuk V.

#### d) De werkster maior (7,3-13,0 mm)

Bij de kleinere exemplaren uit dit stadium, ligt de maximale kopbreedte nog steeds in het midden van de koplengte. Naarmate de werksters groter worden, verschuift de grootste breedte naar de voorrand. Zodoende lopen bij de langste exemplaren de zijranden van de kop convergerend naar achteren en verschijnt hiermee de karakteristieke trapezoidale kopvorm, die kenmerkend is voor fase IV. De achterhoofdshoeken lopen uit in scherpe tandjes (zie figuur 24 en 29).

De koplengte en breedte nemen beiden positief toe, maar de toename van de breedte ( $k = 1,48$ ) is veel sneller dan die van de lengte ( $k = 1,13$ ). In geen enkele fase is het verschil zo groot.



FIGUUR 29.

Werkster maior (fase IV) van *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, nest DORYLUS I, Yangambi, Belg. Congo, VI/1949.

Lichaamslengte ca 12,8 mm.

De kopvorm van de werkster maior van *wilverthi* is trapezoïdaal, voorzien van scherpe en gebogen kaken. De petiolus is langwerpig, het gaster is ovaal, waarvan de segmenten met borstelharen bezet zijn. De poten zijn lang en smal.

Vergroting : 13 x.

De kopindex groeit derhalve steeds aan en bereikt bij de allergrootste exemplaren zijn maximale waarde, die echter steeds kleiner is dan 100.

Oorspronkelijk is de clypeus nog zwak driehoekvormig, maar vanaf 10 mm lengte is hij gereduceerd tot een smalle band. De kaken zijn gebogen en voorzien van een basaal- en subapicaaltand. Deze laatste verdwijnt opnieuw bij het toenemen van het lengtepolymorfisme, terwijl de mandibulaire binnenrand bezet is met verspreide en relatief zeer lange borstelharen.

In tegenstelling met de positieve toename van koplengte en breedte, neemt de scapus negatief toe, zoals bij de werkster media. Morfologisch ondergaat de spriet geen veranderingen meer.

Bij de werkster maior nemen petioluslengte en breedte gelijkelijk positief toe ( $k = 1,13$ ), terwijl de waarde van de index oscilleert rond 70.

Ongeveer 12 tot 15 % van de populatie bestaat uit werksters van deze fase.

Karakteristiek voor dit stadium is — wij zagen het reeds — de trapezoidale kopvorm. Deze kop valt op, omdat ze in verhouding tot de kleinere morfen, inderdaad groter is, m.a.w. de werkster minima is geen verkleinde werkster maior, evenmin als de werkster maior een vergrote uitgave is van de werkster minima.

Vonden wij bij de werkster minima en minor een negatieve allometrie voor de twee kopmaten en een positieve voor de scapuslengte, bij de werkster maior treffen wij juist het tegenovergestelde aan. Evenals in fase I en II vertoont de kopvorm bij de werkster maior nauwelijks stabiele morfologische kenmerken. Bij gelijke lengte, zal men met moeite gelijke koppen kunnen ontdekken.

Het „explosieve” karakter van de larvale groei uit zich schijnbaar voornamelijk in deze fase. Ondanks deze variabiliteit vormde zij toch de basis voor de huidige systematiek der *Anomma*'s.

## HOOFDSTUK III

### *FORMICA (FORMICA) RUFa PINIPHILA* SCHENCK

#### A. — TAXONOMIE EN FYSIOLOGIE

##### I. — *Systematische oriëntatie*

De benaming „bosmieren” is een nederlandse verzamelnaam voor biologisch en morfologisch verschillende vormen. Al de z.g. bosmieren zijn typische vertegenwoordigers van het genus *Formica*, één van de voornameste Europese genera van de subfamilie der *Formicinae* Lep.

De systematiek is verre van eenvoudig en over de taxonomische plaats van de verschillende typen heerst nog steeds een grote controverse. Talrijk zijn daarenboven de namen, die men — vaak geheel ten onrechte — aan variëteiten, aberaties en aan nuanceringen in kleur en beharing, gegeven heeft. Houdt men bovendien nog rekening met een verwarde synonymie, dan ligt het voor de hand, dat een zuiver taxonomisch beeld van de bosmieren tot nu toe niet te geven is.

Als men aanneemt — zoals trouwens de meeste auteurs — dat de groep *rufa* (dus het subgenus *Formica*), momenteel vijf onderscheiden vormen omvat, dan kan men zeggen dat de belgische evenals de nederlandse fauna, drie hiervan met zekerheid bezit. De twee overigen, n.l. *Formica rufa* L. en *Formica truncorum* Fabr. zijn in dit gebied nooit aange troffen, ofschoon BONDROIT in 1912 reeds aannam dat *rufa* algemeen zou voorkomen op de „Hoge Venen”. Deze determinatie mag men echter betwijfelen.

De drie anderen, nl. *Formica pratensis*, *Formica rufa polyclena* en *pini-phila* zijn drie verschillende vormen, die niet alleen morfologisch, maar ook biologisch onderscheiden zijn.

*Pratensis* wordt gekenmerkt door een overvloedige beharing, die over het gehele lichaam verspreid ligt (zie figuur 30). Dit kenmerk, dat men zelfs in het vrije veld kan waarnemen met behulp van een eenvoudige loupe, is karakteristiek voor deze soort. Het nest is een bosmierennest, waaraan echter vaak een hoog optorende koepel ontbreekt. Overwegend is de nestoppervlakte vlak en plat en bij gunstige ligging vaak iets convex. Zelfs in het geval dat een koepel aanwezig is, behoudt het nest zijn sterk verbrede basis.



FIGUUR 31a.

Nest van *Formica rufa piniphila* Schenck, Haelen, 4/1/1954. Het nest is volledig bedolven onder de sneeuw en aangetast door de bonte specht, die een zeer groot gat heeft gehakt in de koepel. Een tros bewegingsloze mieren werd door ons gevonden aan het einde van dit spechtengat (de bonte specht werd door ons bezoek gestoord). Het nest is deze wonde niet meer te boven gekomen. In de loop van de zomer van 1954 vertoonde de kolonie een geringe activiteit (warmteverlies door de zwaar verstoorde koepel) en eind 1955 was het nest volledig uitgestorven.

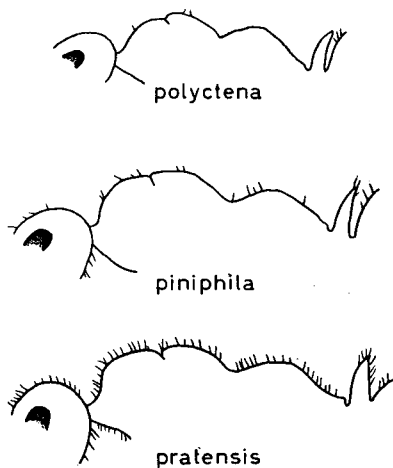


FIGUUR 31b.

Nest van *Formica rufa piniphila* Schenck, St. Elisabeth, Heythuizen, 6/VIII/1951. De ongestoorde, gave koepel wijst op een gunstige ligging van het nest.



Bovendien verschijnen de geslachtsdieren in het hier bedoelde gebied laat in verhouding tot *polycтена* en *piniphila*. Men krijgt zelfs sterk de indruk dat hun verschijnings-datum onafhankelijk is van het al of niet voorhanden zijn van een koepel. Gewoonlijk kan men vanaf eind mei of begin juni regelmatig mannetjes en wijfjes in een *pratensis* kolonie aantreffen. In meer gunstige klimatologische omstandigheden kunnen zelfs, alleen bij *pratensis*, tweemaal per jaar geslachtsdieren worden voortgebracht, waartussen en waarna dan een werksterbroed volgt.



FIGUUR 30.

Profielen van *Formica rufa polycтена* (coll. 43), *Formica rufa piniphila* (coll. 130) en van *Formica pratensis* (coll. 141), getekend naar collectie exemplaren. Het verschil in de profielbeharng bij de drie inheemse bosmieren is duidelijk.

GOESSWALD (1955) komt tot dezelfde conclusie voor het Midden-Main gebied.

Zowel bij *polycтена* als bij *piniphila* verschijnen de mannetjes en wijfjes steeds zeer vroeg in het voorjaar (maart-mei). Nooit neemt men een tweede cyclus van geslachtsbroed in hetzelfde seizoen waar. Terwijl *polycтена* meer aanleg heeft tot sterk uitgebreide kolonies, met een zeer groot aantal nesten (polycalie), omvat de stamkolonie van *piniphila* meestal slechts een beperkt aantal nevenkolonies (figuur 31a en b).

Morfologisch ligt het verschil tussen deze twee vormen bij de werkers voornamelijk in de beharing van kop en thorax. Het meest opvallende onderscheid is gelegen in de lange borstelharen aan de onderzijde van de kop. Bij *piniphila* zijn deze gulaire haren steeds aanwezig. In de hier bestudeerde steekproeven (315 exemplaren), vinden wij geen enkele uitzondering, ofschoon de monsters op drie geheel verschillende tijdstippen wer-

den genomen (respectievelijk op 18/VII/1950 tot 28/VII/1950, op 29/VI/1955 en op 12/IV/1956).

Bij *polycтена* ontbreken deze haren practisch altijd, al kunnen in één nest enkele exemplaren voorkomen met één of meer gulaire borstelharen.

Daarenboven bezit de koningin van *piniphila* een blinkend gaster en een blinkend scutellum, terwijl het wijfje van *polycтена* een mat gaster heeft en het scutellum grotendeels of geheel mat is.

*Piniphila* werd voor het eerst — tenminste onder deze naam — beschreven door SCHENCK in 1852, ofschoon de soort door FOERSTER reeds vroeger in een brief als zodanig was benoemd (teste SCHENCK, 1852). Enkele jaren later reeds werd door MAYR (1855) *piniphila*, evenals trouwens *polycтена* synoniem gesteld met *Formica rufa* L. Deze opvatting is des te meer verwonderlijk, daar MAYR ter zelfde plaatse bij de beschrijving van de drie kasten van *Formica rufa*, telkens typische kenmerken opsomt — en dus blijkbaar kan opsommen — voor één van de drie vormen.

De latere auteurs hebben echter steeds de zienswijze van MAYR overgenomen en vinden wij o.a. bij ANDRE (1881), DONISTHORPE (1927), EMERY & FOREL (1879), GOESSWALD (1941, 1951 a en b), MAYR (1861) en WHEELER (1913), de vormen *polycтена* en *piniphila* steeds onder de lijst van synoniemen van *Formica rufa*.

Ondertussen beschreef FOREL in 1874 een nieuwe variëteit van *rufa*, die hij *rufo-pratensis* noemde, omdat de werksters de haren van *rufa* hadden en de kleur van *pratensis*. Deze variëteit is echter in de opvatting van FOREL synoniem met *piniphila* Schenck. Deze zienswijze wordt geheel en al gedeeld door EMERY (1909) want volgens deze auteur zou *piniphila* niets anders zijn dan een beginnende overgangsvorm van *rufa* naar *pratensis*. Verscheidene auteurs, o.a. DONISTHORPE (1909), GOESSWALD (l.c.), WASMANN (1909) en WHEELER (l.c.) nemen *rufo-pratensis* in de zin van FOREL en EMERY over.

Deze merkwaardige dualiteit in synonymie wordt pas opgeheven als FOREL in „Die Ameisen der Schweiz” (1915) naast zijn variëteit *rufo-pratensis*, *piniphila* en *polycтена* opnieuw beschouwt als variëteiten van *Formica rufa* L. Stilzwijgend wordt in deze publicatie dus het begrip van de variëteit *rufo-pratensis* verengd en is var. *rufo-pratensis* Forel, 1874 niet meer gelijk aan *rufo-pratensis* Forel, 1915.

DONISTHORPE (1927) en GOESSWALD (1941 en vlgd) handhaven de variëteit van FOREL in de zin van 1874. Voor de laatst genoemde is *rufo-pratensis* een subspecies, die twee variëteiten omvat, nl. *maior* en *minor*. De laatste variëteit omvat (1951b) twee oecologische rassen : een „Fichtenrasse” en een „Kiefernrasse”. Daarnaast zou *minor* o.a. nog een variëteit (?) bevatten : *Formica minor pratensoides* (1951a). Wel zegt GOESSWALD herhaaldelijk dat zijn benamingen slechts voorlopig zijn. Wij nemen



dit graag aan, maar vragen ons toch af, waarom dan geen louter duitse benaming gekozen. *Nomima nuda* zouden de taxonomische moeilijkheden, die nuodeloos ontstaan, omzeilen.

GOESSWALD fundeert zijn indeling niet zozeer op genetische of morfologische kenmerken, maar veelmeer op oecologische, biologische en fysiologische eigenaardigheden. Jammer genoeg blijken deze eigenschappen in de praktijk niet te voldoen. De kenmerken, die GOESSWALD opsomt, zijn niet dichotomisch en kunnen vaak op verschillende vormen worden toegepast, naargelang jaargetijde, ligging en ouderdom van het nest.

BONDROIT (1918) beschouwt *piniphila* en *polycтена* als twee afzonderlijke soorten naast de soort *rufa*. Deze auteur geeft een zeer duidelijke diagnose, waardoor al de vormen van de groep *rufa* scherp onderscheiden worden. Daarnaast staan EMERY (1915 en 1925) en STITZ (1939), die FOREL (1915) volgen en *piniphila* en *polycтена* beschouwen als variëteiten van *rufa*. STAERCKE (1944) daarentegen beschouwt *piniphila* als een variëteit van het ras *polycтена*.

Wij zijn echter de mening toegedaan dat een andere zienswijze meer in overeenstemming zou zijn zowel met de morfologische als biologische verscheidenheid, die tussen de hier besproken vormen bestaat.

Zoals wij reeds uiteengezet hebben in het begin van dit hoofdstuk, mag men *pratensis* als een afzonderlijke vorm beschouwen en vertegenwoordigt zij volgens onze opvatting een species. Hierin stemmen wij overeen met BETREM (1953, uitgezonderd de naam) en BONDROIT (1918).

Daarnaast staat de soort *rufa*, die behalve het ras *rufa*, in ons areaal eveneens de oecologische rassen *polycтена* en *piniphila* omvat. Taxonomisch zijn deze drie rassen dus subspecies van de soort *rufa*. De overeenkomst tussen *piniphila* en *polycтена*, in het bijzonder ten opzichte van *pratensis*, komt hierin goed tot uiting.

Reeds in 1926, evenals in 1953 heeft BETREM gepleit voor de naamsverandering van *piniphila* in *Formica maior* Nyl. Zijn argumentatie berust vooral op MAYR (1855), waarin deze auteur inderdaad deze synonymie uitspreekt. Maar eveneens wordt op deze plaats — wij zagen het reeds — de synonymie vastgesteld tussen *rufa*, *polycтена* en *piniphila*. Aangezien de oorspronkelijke typen van NYLANDER zijn verloren gegaan, blijft er dus geen ander bewijs over dan de opvatting van MAYR. Tot prioriteit is men dus zeker niet gehouden en geven wij de voorkeur aan de algemeen verspreide naam *piniphila*, boven *maior*, die na NYLANDER nooit meer werd gebezigd en volledig in onbruik raakte.

## II. — De loopsnelheid

Evenals *polycтена* en *pratensis*, bezit de stamkolonie van *piniphila* een uitgebreid, stervormig vertakt weggennet, waardoor niet alleen de nes-

ten onderling met elkaar verbonden zijn, maar die eveneens leiden naar de voedselbronnen van de gehele kolonie. Sommige van deze straten lopen uit op naburige bomen, waarop de bosmieren angstvallig hun bladluizen bewaken en „melken”.

Bij onze kolonie van *piniphila* I, op het landgoed St. Elisabeth, Heythuizen, is dit wegennet beperkt tot twee grote hoofdstraten, die ongeveer 75 tot 100 meter lang zijn en tot een vijftal kleinere nevenstraten. Deze laatsten zijn steeds smal, vaak moeilijk waarneembaar en sterven reeds spoedig waaivormig uit. De hoofdstraten daarentegen tekenen zich duidelijk af temidden van de omgeving.

Van de vroege morgen tot de late avond wordt het wegennet van kolonie I bevolkt met uitgaande en thuiskomende werksters. Het debit van de hoofdstraat, op een welbepaalde plaats gemeten, laat ons zien, hoe het verkeer op de weg toeneemt, naarmate de luchttemperatuur (7) toeneemt. In het algemeen zal derhalve voornamelijk tussen twaalf en zestien uur de populatiedikte zijn maximum vertonen, (60 tot 80 mieren per minuut, in beide richtingen).

De hoofdstraat lag nooit in volle zon, maar ontving de gehele dag door een getemperd zonnelicht, gefilterd door het bladerdek van de eikenlaan, waarin deze straat gelegen was. Tegen de avond nam het aantal mieren weer af en gedurende de nacht was de aktiviteit op de hoofdstraat meestal gereduceerd tot enkele, eenzaam lopende, werksters. Het nest daarentegen vertoonde op dit tijdstip een zeer grote aktiviteit aan haar oppervlakte.

Ofschoon doorgaans dit wegennet alleen door de bewoners van kolonie I werd gebruikt, konden wij toch regelmatig de glanzende gastmier, *Formicoxenus nitidulus* Nyl. op de straten van *piniphila* I ontmoeten. Als medebewoners van dezelfde nestkoepels (xenobiose), maken zij eveneens gebruik van het wegennet, niet alleen — zoals wij herhaaldelijk konden waarnemen — om van het ene nest naar het andere over te lopen, maar ook om zich ver van het nest te verwijderen.

Onze waarnemingen stemmen hierin overeen met STAEGER (1925). Nooit troffen wij thuiskomende *nitidulus* werksters aan, beladen met buit of zichtbaar volgedronken (fysogastrie).

Deze kleine, glanzende gastmier heeft een merkwaardige gang, die doet denken aan het voortglijden van kortschildkevers (*Staphylinidae*). Door passerende *piniphila* werksters worden ze meestal niet eens opgemerkt en bij een eventueel, meestal vluchtig contact, drukt *nitidulus* zijn gaster tegen de grond en houdt zij zich ogenschijnlijk stil.

Naast *nitidulus* verschenen ook regelmatig *Tetramorium caespitum* en

---

(7) Onder luchttemperatuur verstaan wij de temperatuur, gemeten op 1 meter boven de begane grond. Al de gebruikte thermometers zijn geijkt.

*Myrmica schencki* op de straatweg. De eerste soort had zelfs op het straatgedeelte, waar de snelheid van *piniphila* werd gechronometreerd, een nest-opening midden op de weg liggen. De grasmiertjes hielden zich echter steeds stil ineengedoken, zodra *piniphila* arbeidsters dicht in de buurt kwamen.

Was het zonnig weer en lag één van de nevenstraten in volle zon, dan verscheen onmiddellijk een kleine Braconide, *Elasmosoma berolinense* Ruthe, die de straatweg overvloog en de mieren op de voet volgde. Stilstaand zwevend boven een werkster, die vaak door spuiten reageerde op het volgen van de sluipwesp, dook *Elasmosoma* in de richting van het gaster, om bliksemsnel daarna weer op te vliegen. Op een zonnige, warme namiddag werden heel wat *piniphila* werksters geparasiteerd door deze sluipwesp.

Op ditzelfde straatgedeelte, kon men bij zonnig weer tevens veel dode werksters aantreffen en nam tegelijkertijd het slepen van dode arbeidsters op de hoofdstraat toe. Wij waren vaak getuigen van dit merkwaardige, plotselinge sterven van *piniphila*. De mier blijft met een ruk staan, krimpt ineen en rolt op de grond onder het krampachtig samentrekken van de poten. De werkster tracht weer op te staan, kromt trillend de kop in het zand, draait een weinig en valt opnieuw. Spoedig daarna wordt ze reeds weggesleept naar het nest door een passerende nestgenote.

In tegenstelling tot de meeste andere soorten, gaat *piniphila*, zoals de overige bosmieren, individueel op jacht. Naast goed ontwikkelde facetogen — de bosmieren zijn goede gezichtsdiëren — worden ze op hun eigen straten eveneens geleid door een reukspoor. Uittrekkende mieren, op zoek naar buit, kunnen daarom vaak zonder zoek- of tastbewegingen doorlopen en zijn zij het meest geschikt om als subject voor snelheidswaarnemingen te dienen.

Dit sluit niet uit, dat zelfs op een traject van één meter lengte, de snelheid van vele uittrekkende werksters wordt beïnvloed door de tegenstroom van thuiskomende mieren, al of niet beladen met buit. Hoe gemakkelijk kan een bosmier niet een slepende nestgenote gaan helpen, waardoor haar snelheid voor meting onbruikbaar wordt. Bij dergelijke ontmoetingen kan men vaak getuige zijn van zeer tegenstrijdige handelingen : in plaats van te helpen, trekt de behulpzame werkster juist in tegenovergestelde richting. Hoe dikwijls worden prooi of bouw materiaal niet van de geëffende straatweg af getrokken, om over een slecht begaanbaar terrein met veel moeite te worden versleept? Slechts zelden zal de hulp van de uitgaande werkster onmiddellijk effectief zijn.

Ook een ontmoeting met volgedronken arbeidsters en het daarop volgende voedseltafereel, stagneert de loopsnelheid en kan een waarneming onbruikbaar maken.

Om onze metingen zo effectief mogelijk uit te voeren, werd een ge-

deelte van enkele meters van de hoofdstraat van kolonie *piniphila* I schoon-  
gemaakt van alle grassprietten en geëgaliseerd (figuur 32). Door dit gelijk  
maken werd de weg tevens verbreed en konden wij daardoor ook bij een  
druk verkeer, zonder moeite een bepaalde mier goed volgen.

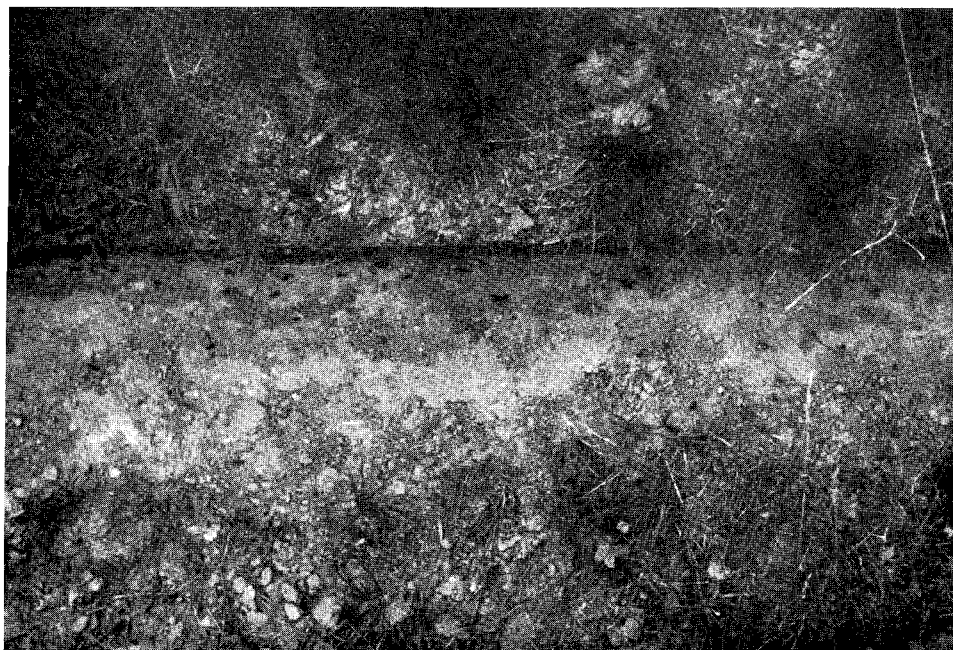
De storing, die door deze egalisatie optrad, was reeds na één uur vol-  
ledig verdwenen : de werksters liepen en sleepten weer normaal over het  
gehele baanvak. Toch werden eerst 48 uren later de eerste metingen op-  
genomen.

Over een constante afstand van één meter werd de snelheid van een  
uittrekkende mier gechronometreerd. Alleen als een werkster zonder dra-  
len doorliep, werd de snelheid genoteerd. Zodra een werkster zoekbe-  
wegingen begon te maken, of zodra zij zig-zag over het weggedeelte  
liep, werd de meting gestaakt.

TABEL XX

De gemiddelde waarden van de loopsnelheid en overeenkomstige luchttempera-  
tuur bij *piniphila*, berekend op 340 waarnemingen (Serie V-7—50 A t/m I en Serie  
V-8—51 A t/m F).

Morgen		Middag	
V. /sec	Luchttemp.	V. /sec	Luchttemp.
5,50 cm	20,3°	5,93 cm	21,9°
6,61	22,8°	7,18	24,6°
5,96	25,6°	7,31	26,9°
5,93	21,5°	6,73	24,5°
4,16	18,1°	5,69	20,9°
	21,3°	4,41	19,9°
	18,4°	6,25	21,8°
5,19	19,9°	6,65	23,1°
5,55	21,6°	5,42	22,3°
		7,61	25,1°
5,90	21,3°		
	20,4°	6,58	24,1°
6,01	20,3°	6,84	20,5°
		5,19	19,3°
4,33	17,0°	3,76	15,7°



FIGUUR 32.

Hoofdstraat van het nest Piniphila I (*Formica rufa piniphila* Schenck.) waarop gedurende 1950 en 1951 de snelheidswaarnemingen werden opgenomen. St. Elisabeth, Heythuizen, 20/VII/1950.

Ondanks al deze voorzorgen, werd het gekozen traject toch niet steeds gelijkmatig doorlopen. De snelheid van een bosmier kan gemakkelijk vergroot worden, doordat een andere werkster haar passeert. Terstond wordt de arbeidster hierdoor geprikkeld (kinopsis) en loopt ze sneller dan voorheen.

Gedurende de maand juli van 1950 werden in het geheel 269 waarnemingen verricht (Serie V-7-50-A t/m I), waarbij de gevolgde werkster bij middel van een exhauster werd opgezogen, zodra het uitgekozen wegstuk was doorlopen.

In augustus 1951 werden op dezelfde plaats deze waarnemingen aangevuld met 71 metingen (Serie V-8-51-A t/m F). In beide groepen werden de luchttemperatuur en de barometerdruk genoteerd. Tabel XX geeft een overzicht van de gemiddelde waarden.

De gemiddelde snelheid van *piniphila* bedraagt 5,92 cm per seconde of 213 meter per uur (340 waarnemingen). De snelheid gelegen tussen 4,5 en 6,5 cm/sec maakt 53 percent uit van de totale frequentie, terwijl de modus overeenkomt met 5,83 cm/sec of 210 meter per uur.

Tussen de luchttemperatuur en de snelheid vinden wij — evenals bij *Dorylus* (*Anomma*) *wilverthi* (RAIGNIER-VAN BOVEN, 1954 en 1955) — een rechtlijnige correlatie ( $r = 0,83$  en  $Y = -0,70 + 0,30 t$ ) (8). Uit deze vergelijking volgt dat per graad Celsius de snelheid met 0,30 cm per seconde toeneemt, hetgeen in het algemeen genomen, goed overeenkomt met onze waarnemingen.

Tussen de snelheid van een *wilverthi* kolonie en de snelheid van een *piniphila* nest, of in het algemeen van een bosmier, bestaat een groot verschil. De bosmieren trekken individueel over steeds dezelfde straten, terwijl de trekmiere gemeenschappelijk uittrekken over steeds nieuwe paden en wegen, met een snelheid die afhankelijk is van de momentele excitatie, waarin het nest zich bevindt. Vandaar dat een golvende, stootsgewijze snelheid eigen is aan de trekmiere.

In hetzelfde gebied hebben wij eveneens de klim- en daalsnelheid gechronometreerd van *Formica* (*Serviformica*) *fusca*, de grauwwarte mier, een andere soort van het genus *Formica*.

Gedurende vier reeksen van waarnemingen (Serie V-7-53-A, D, E en F, zie aanhangsel blz. 125,) werden in het geheel 92 metingen genoteerd. *Fusca* liep over de stam van een zomereik (*Quercus robur* L.) en aan de voet van deze boom was het aardnest gelegen. De werksters verschenen alleen op de stam, als de morgenzon de schors verwarmde. In de namiddag — als de eik in de schaduw lag — werd de populatiedikte zo gering, dat snelheidswaarnemingen niet meer mogelijk waren.

(8) Deze correlatieberekening steunt op 33 gemiddelden van 340 waarnemingen.  $Z = 1.19$ , terwijl de standaardfout van  $Z$ ,  $\sigma_z$ , gelijk is aan 0,18. De waarde van  $t = 8.29$ .

De gemiddelde snelheid, waarmee *fusca* verticaal omhoog en omlaag liep, bedroeg 4,28 cm per seconde of 154 meter per uur. 51 % van de waargenomen frequentie ligt tussen 3 en 5 cm per seconde. Het verschil tussen klimmen en dalen is zeer gering en zoals wij later zullen zien, statistisch verre van zeker.

Tussen de horizontale loopsnelheid van *piniphila* en de verticale snelheid van *fusca* is een duidelijk onderscheid. De toppen van beide frequentiecurven divergeren, zoals blijkt uit diagram, figuur 33.

Hoofdzakelijk zal dit onderscheid te wijten zijn aan de richting van de straat. Daar *fusca* geen vaste straatwegen heeft en bovendien meestal eenzaam en verspreid uittrekt, waren wij niet in staat een vergelijking te maken tussen de horizontale loopsnelheden van de twee soorten.

Men zou vermoeden dat de lengte van de werkster bij *piniphila* een grote invloed zou hebben op haar snelheid. Van serie V-7-50-A t/m I (269 exemplaren) werden alle individuen onmiddellijk na de meting opgezogen en gemeten met behulp van een oculair micrometer in een binoculair wide field microscoop. Geen enkel verband kon echter worden aangetoond tussen de lichaamslengte en de snelheid. Evenmin waren wij in staat een correlatie te ontdekken tussen de lengte van de middentibia en de corresponderende snelheid.

## B. — TRIMORFISME

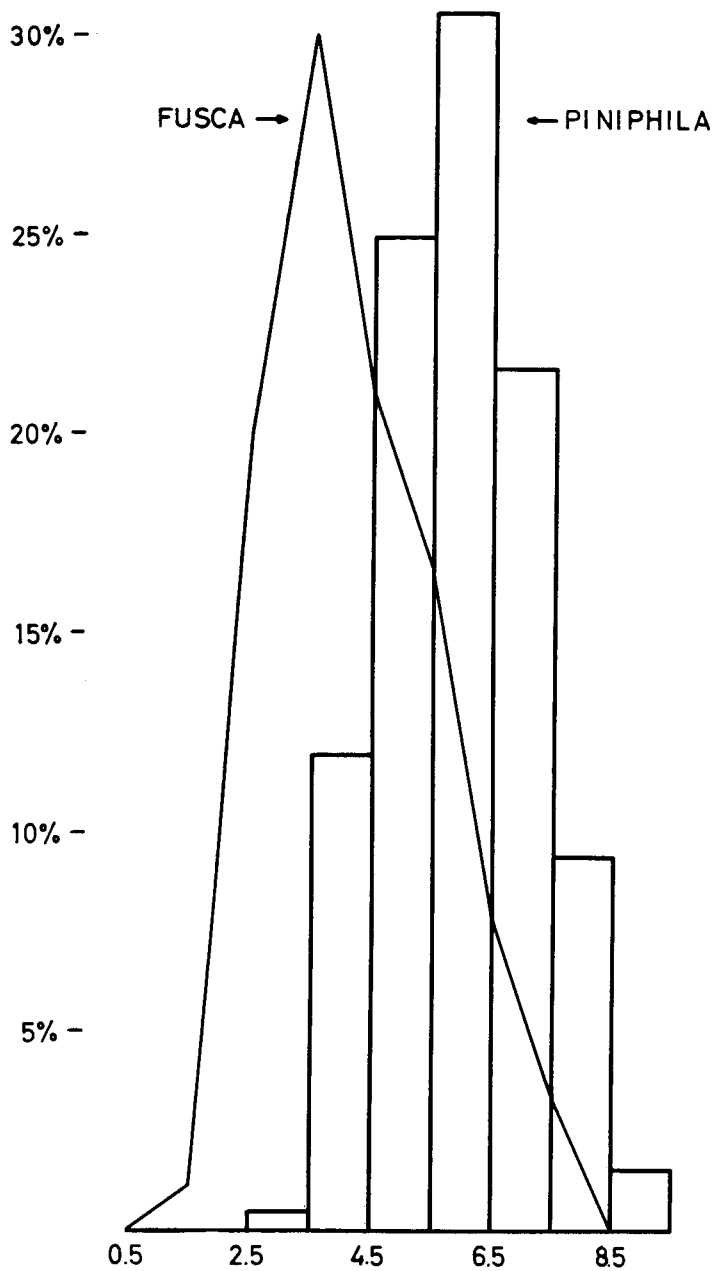
Bij de *Formicinae* is het onderscheid tussen de werksters en de koninginnen vaak zeer gering en komt dit soms alleen tot uiting in de configuratie van de thorax. Bij de bosmieren treedt daarenboven nog een verschil in lichaamslengte naar voren. Bij *piniphila* kan het lengtebereik zich uitstrekken van 4,5 tot 12,7 mm voor de drie kasten samen (9).

Gezien deze lengteschaal, verschilt de lichaamslengte van de werksters onderling tamelijk veel (4,5 tot 9,0 mm). Dit verschil komt eveneens tot uiting in het volume van de thorax en gaster (zie tabel XXI).

Dank zij het bezit van vleugels, is de mesothorax bij de koninginnen flink ontwikkeld. Bijgevolg is het thoraxvolume ca 24 maal groter dan dat van de kleinste werkster, ofschoon het slechts vier maal groter is dan dat van de grootste werkster. Voor het gastervolume vinden wij kleinere waarden.

---

(9) De *Formicinae* zijn, in tegenstelling tot de *Dorylinae*, zeer gevoelig voor fysogastric. Een jonge, onbevuchte koningin is niet groter dan 11,5 mm; maar zodra wij te doen hebben met een wijfje, dat midden in haar legperiode is gevangen, bijv. in het voorjaar, dan kan door fysogastric de lichaamslengte gemakkelijk 10 mm vergroot worden.



FIGUUR 33.

Frequentie histogram van de loopsnelheid (horizontaal) bij *Formica* (*Formica*) *rufa piniphila* Schenck (269 waarnemingen) en van de klim- en daalsnelheid (verticaal) bij *Formica* (*Serviformica*) *fusca* L. (92 waarnemingen).

Op de absis is de snelheid aangegeven in cm/sec, op de ordinaat de frequentie in percent.

De onderlinge opbouw van de twee histogrammen is hetzelfde, maar de twee toppen liggen uit elkaar. Bij *piniphila* vinden wij een gemiddelde snelheid van 5,92 cm per seconde, bij *fusca* daarentegen 4,28 cm per seconde.



De mannetjes zijn vaak slechts weinig langer dan de grootste werksters (9,1-9,8 mm). Ofschoon ook bij hen de mesothorax volledig ontwikkeld is, vinden wij toch lagere waarden voor de hier besproken verhoudingen (zie tabel XXI).

TABEL XXI

Het trimorfisme bij *piniphila*, uitgedrukt in volume verhoudingen. ♀ mi = kleinste werkster; ♀ ma = grootste werkster.

Verhouding	♀ma/♀mi	♀/♀mi	♀/♀ma	♂/♀mi	♂/♀ma	♀/♂
Volume thorax	6,2	23-25	3,8-4,1	17-20	2,6-3,2	1,2-1,6
Volume gaster	6,5	17-22	2,7-3,5	7,7-8,7	1,2-1,3	2,0-2,9

De kop van de werkster komt in grote lijnen overeen met die van de wijfjes : de achterhoofdsrand is rechtlijnig of zacht convex, terwijl de occipitaalhoeken afgerond zijn. Bij de kleinste morfen kan deze rand echter iets zijn uitgehold.

Een typisch onderscheid vinden wij echter in de oogafstand (O.A.), die bij de koninginnen — evenals bij de allerkleinste exemplaren — relatief groter is dan bij de overige werksters. Vandaar dat juist bij de wijfjes en bij de kleinste morfen, de facetogen buiten de zijranden van de kop uitsteken. Bij al de overige werksters blijven zij, van voren gezien, binnen de omtrek van de kop. De verhouding kopbreedte/oogafstand (K.B./O.A.) is derhalve bij de wijfjes en kleinste arbeidsters kleiner dan bij de andere werksters (vergelijk tabel XXII).

TABEL XXII

De waarde van de kopindex (K.I.) en van enkele verhoudingen in verband met het trimorfisme bij *piniphila*.

	K.B. /O.A.	Sc.L. /O.A.	K.L. /Sc.L.	K.B. /Sc.L.	K.I.
Werkster mi...	1,44	1,52	1,10	0,95	86
Werkster ma...	1,47	1,42	1,10	1,03	94
Koningin .....	1,40	1,25	1,14	1,11	98
Mannetje .....	1,72	1,44	1,04	1,20	112

Bij de mannetjes is de achterhoofdsrand convex. De facetogen zijn boonvormig en sterk ontwikkeld (ruim 1200 ommatiden). Zij steken ver

buiten de zijranden van de kop uit. Daarenboven is bij hen de verhouding K.B./O.A. zeer groot. Ocelli zijn voorhanden in de drie kasten.

Bij de werksters en de wijfjes is de kop steeds langer dan breed, de kopindex blijft kleiner dan 100, al neemt hij toe, naarmate de exemplaren groter worden. Bij de mannetjes daarentegen is de kop duidelijk breder dan lang en oscilleert de kopindex rond 112.

De sprieten zijn slank, terwijl de funiculus geen knots bezit. De scapus is steeds korter dan de koplengte en breedte, uitgezonderd bij de allerkleinste morfen, waarbij de schaft langer is dan de kopbreedte.

De kaken van de werksters en wijfjes zijn krachtig en voorzien van een kauwrand, waarop een achttal tandjes zijn ingeplant. Bij de mannetjes zijn de mandibulae echter klein en bezitten ze normaal slechts één apicaal-tand.

Alleen bij de mannetjes is de thorax veel breder dan de kop, terwijl bij de werksters de thorax smaller is dan de kop. Bij de koninginnen hebben thorax en kop ongeveer dezelfde breedte.

Het gaster is bij gevleugelde wijfjes — evenals bij de werksters — ovaal rond en neemt het ongeveer 37 tot 38 % in van de lichaamslengte. Bij bevruchte koninginnen kan het echter ruim 45 % van de totale lengte uitmaken. De mannetjes bezitten een langwerpig, plat en smal gaster dat 43 % van de lengte inneemt.

Het kleurenschema, evenals de habitus van de werksters, komt overeen met die van de wijfjes. De mannetjes zijn volledig zwart, uitgezonderd de lichter gekleurde extremiteiten. Ze bezitten duidelijke cerci, zoals de *Ponerinae*.

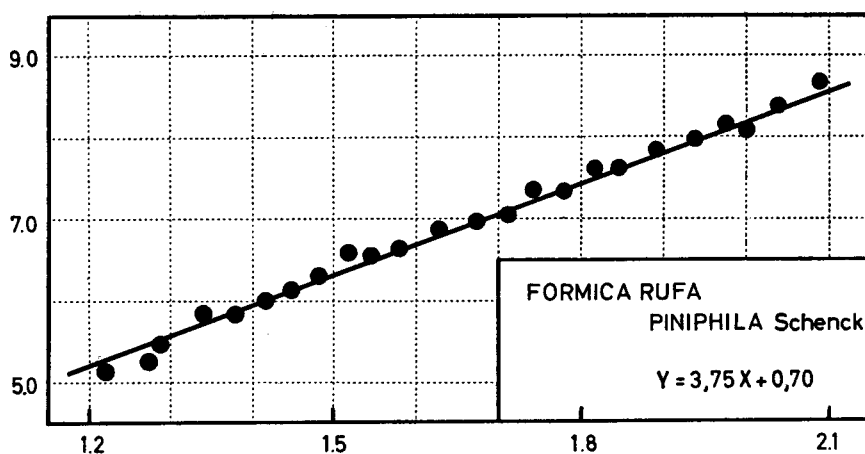
### C. — POLYMORFISME VAN DE WERKSTERKASTE

Ons onderzoek berust op 315 exemplaren, waaraan ruim 2400 metingen werden verricht. Alle werksters stammen uit dezelfde kolonie van *Formica (Formica) rufa piniphila* Schenck, nest PIN. I. Voor de data van deze individuen, verwijzen wij naar het aanhangsel, blz. 124.

Van 269 werksters hebben wij de correlatie nagegaan tussen de lichaamslengte (Y) en de lengte van de middentibia (X). Tussen deze twee grootheden bestaat een uitgesproken correlatie ( $r = 0,91$  en  $Z = 1,54 \pm 0,06$ ). Diagram, figuur 34 geeft de regressielijn weer, die beantwoordt aan de vergelijking :

$$Y = 3,75 X + 0,70.$$

De waarden, berekend met behulp van deze vergelijking stemmen steeds goed overeen met de waargenomen data. Over de gehele lengteschaal (4,5—9,0 mm) kan men van deze vergelijking gebruik maken.



FIGUUR 34.

Correlatie tussen lichaamslengte en middentibia-lengte bij 269 exemplaren van *Formica rufa piniphila* Schenck.

Op de absis de tibialengte (X) op de ordinaat de lichaamslengte (Y), beiden uitgedrukt in mm.

De berekende regressielijn beantwoordt aan :  $Y = 3,75X + 0,70$ , terwijl de correlatiecoëfficiënt  $r = 0,91$ .

De waargenomen data, in ons geval de werkelijke gemiddelden, als men de lengteschaal van de middentibia in 24 klassen verdeelt, groeperen zich zuiver rond de regressielijn.

### I. — Allometrie en biometrie

Het lengtebereik van de middentibia (1050-2100 mikron) is in dit onderzoek ingedeeld in zeven klassen, elk met een klasbreedte van 150 mikron. Zoals wij later zullen aantonen, is deze indeling volledig gerechtvaardigd, omdat de uitgespreide data op dubbel logaritmische schaal, één rechte lijn vormen, zonder enige knik.

De werkelijke middenwaarden van iedere klasse geeft tabel XXIII, waarin tevens werd aangegeven het aantal data, waaruit iedere klasse bestaat.

De middentibia blijkt zeer regelmatig toe te nemen, naarmate de beschouwde werksters langer worden. Deze toename is praktisch gesproken constant, zodat de opeenvolgende gemiddelden een rekenkundige reeks (R.R.) vormen, waarvan 1124 mikron en 2016 mikron de begin en eindterm is en waarvan het constante verschil 148,7 mikron bedraagt.

De toename van de andere gekozen lengtematen t.o.v. deze standaardmaat is eveneens — in tegenstelling met hetgeen wij ontmoetten bij *wilverthi* — grotendeels constant (zie tabel XXIV).

De relatieve toename (R.T.) — als wij de kleinste maat gelijkstellen

aan 1 — blijkt voor het merendeel der maten hetzelfde te zijn. Alleen de koplengte en de scapuslengte wijken af. Beide grootheden nemen niet alleen minder snel, maar ook geringer toe, dan de standaardmaat en overige maten.

TABEL XXIII

Gegevens over de toename van de midden-tibia (Ti-2 L.) in de werksterkaste bij *piniphila* (R.R. = rekenkundige reeks).

N	Ti-2 L.	R.R.
18	1124	1124
28	1282	1273
38	1434	1421
73	1588	1570
74	1726	1719
64	1871	1868
19	2016	2016

Relatief gezien is de toename bij de koplengte en scapuslengte tussen de kleinste en grootste werksters — 6 %, bij de kopbreedte + 2 %, terwijl bij de oogafstand, voortibia- en achtertibialengte de aanwas even groot is als bij de middentibia.

Bij uitspreiding van de data op dubbel logaritmische schaal, groeperen zich de gegevens in zes rechte lijnen.

Achtereenvolgens zullen wij de verschillende maten bespreken.

#### a) K o p l e n g t e (K . L .) e n k o p b r e e d t e (K . B .)

Uit tabel XXIV blijkt, dat de toename van de twee kopmaten werkelijk verschillend is. Niet alleen neemt de kopbreedte sneller, maar ook meer toe dan de koplengte. De uitgespreide data op logaritmische schaal, vertonen twee rechten, die convergeren, naarmate de werksters langer worden (figuur 35). Hetzelfde verschijnsel vonden wij terug bij *wilverthi*, zij het veel meer uitgesproken.

Beide maten vertonen duidelijk een monofasische allometrie. Daar de twee rechten geen kritisch punt vertonen, is een indeling in klassen gerechtvaardigd.

Bij de koplengte is deze allometrische toename negatief ( $k = 0,88$ ) en beantwoordt zij aan de vergelijking :

$$Y = 2,56 X^{0,88}$$

TABEL XXIV

Gegevens over de absolute (M) en relatieve toename (R.T.) van enkele maten bij de werksters van *piniphila*.

Lichaamslengte in mm		Middentibialengte		Koplengete		Kopbreedte	
		M.	R.T.	M.	R.T.	M.	R.T.
I	4,6-5,2	1124	1,00	1195	1,00	1026	1,00
II	5,3-5,8	1282	1,14	1370	1,15	1189	1,16
III	5,9-6,4	1434	1,28	1516	1,27	1346	1,31
IV	6,4-7,0	1588	1,41	1654	1,38	1493	1,45
V	7,0-7,6	1726	1,54	1761	1,47	1620	1,58
VI	7,6-8,2	1871	1,66	1890	1,58	1750	1,71
VII	8,2-8,8	2016	1,79	2007	1,68	1883	1,83

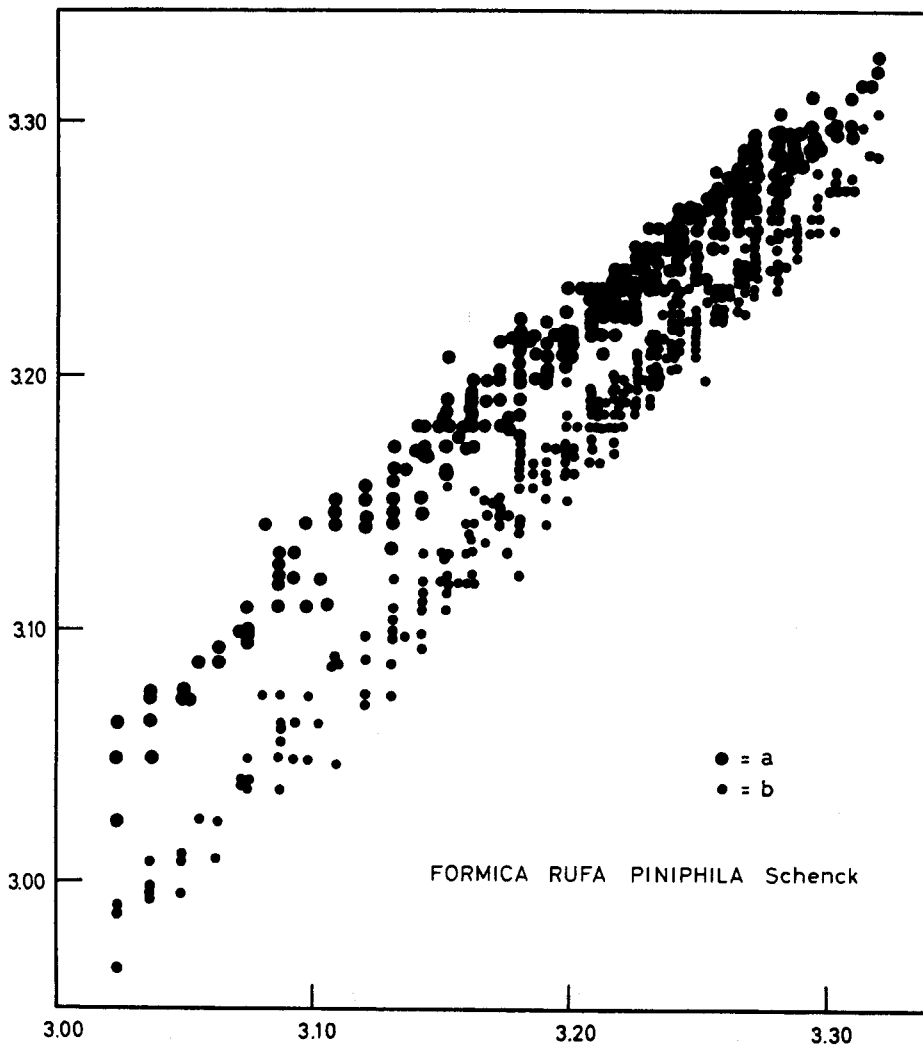
Oogafstand			Scapuslengte		Voortibialengte		Achttertibialengte	
	M.	R.T.	M.	R.T.	M.	R.T.	M.	R.T.
I	714	1,00	1085	1,00	978	1,00	1422	1,00
II	812	1,14	1224	1,13	1100	1,13	1632	1,15
III	917	1,28	1359	1,25	1239	1,27	1841	1,29
IV	1014	1,41	1489	1,37	1372	1,40	2044	1,44
V	1099	1,54	1607	1,48	1498	1,53	2228	1,57
VI	1188	1,66	1718	1,58	1627	1,66	2417	1,70
VII	1279	1,79	1822	1,68	1756	1,80	2601	1,83

Bij de kopbreedte mogen wij spreken van isometrie ( $k = 1,04$ ) en wordt de isometrische vergelijking :

$$Y = 0,70 X^{1,04}$$

De overeenkomst tussen de waargenomen gegevens en de berekende data is zeer bevredigend, zoals blijkt uit tabel XXV.

De verandering van de verhouding middentibia/koplengete (Ti-2 L./K.L.) stemt met deze gegevens overeen (tabel XXVI). Bij de kleinste morfien is de tibialengte iets kleiner dan de koplengete, maar naarmate zij groter worden, groeien de twee maten naar elkaar toe, zodat zij bij de grootste exemplaren praktisch aan elkaar gelijk zijn.



FIGUUR 35.

Diagram op dubbel logaritmische schaal van de koplengte (a) en kopbreedte (b) bij 315 werksters van *Formica rufa piniphila* Schenck.

Op de absis de logaritme van de middentibia, waarvan de lengteschaal overeenkomt met een lichaamslengte van 4,5-8,8 mm. Op de ordinaat de logaritme van de koplengte en breedte.

De waargenomen data vormen in beide gevallen een rechte lijn (monofasische allometrie). Bovendien blijkt uit dit diagram, dat de kopbreedte sneller toeneemt dan de lengte. Ofschoon niet zo uitgesproken als bij *wilverthi*, vinden wij ook bij *piniphila*, dat het verschil tussen de lengte en breedte van de kop afneemt met de grootte.

Bij de verhouding middentibia/kopbreedte (Ti-2 L./K.B.), blijkt dat de waarde van deze verhouding bij de kleinste werksters juist het grootst is, terwijl de verhouding constant blijft vanaf 6 mm lengte.

TABEL XXV

De overeenkomst tussen de waargenomen en berekende waarden van koplengte en kopbreedte bij *piniphila*.

Log koplengte		Log kopbreedte	
Waargenomen	Berekend	Waargenomen	Berekend
3,077	3,083	3,011	3,014
3,137	3,133	3,075	3,074
3,181	3,176	3,129	3,125
3,219	3,214	3,174	3,170
3,246	3,246	3,209	3,208
3,276	3,277	3,243	3,244
3,302	3,305	3,275	3,277

TABEL XXVI

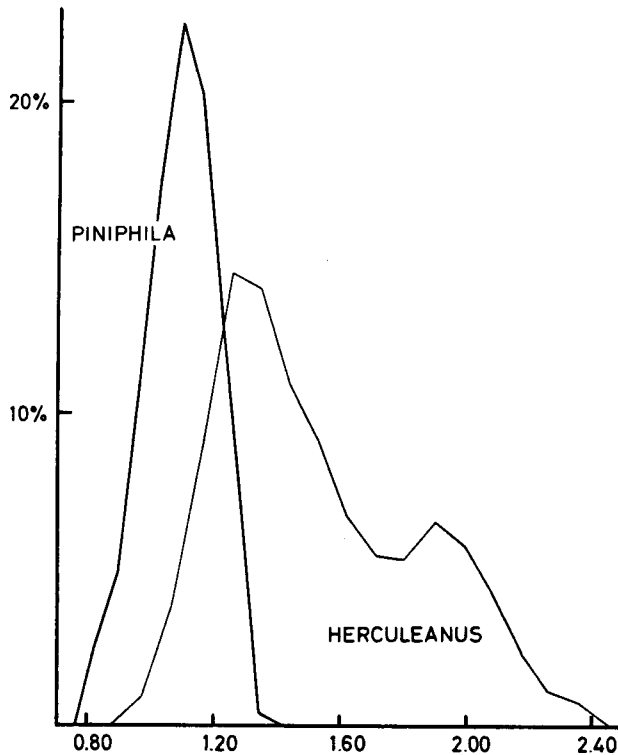
De waarden van de kopindex (K.I.) en van de verhoudingen tussen middentibia (Ti-2 L.), koplengte (K.L.) en kopbreedte (K.B.) bij de werksters van *piniphila*.

	Ti-2 L. /K.L.	Ti-2 L. /K.B.	K.I.
I	0,94	1,10	86
II	0,94	1,08	87
III	0,95	1,07	89
IV	0,96	1,06	90
V	0,98	1,07	92
VI	0,99	1,07	93
VII	1,00	1,07	94

De kopindex (K.I.) stijgt regelmatig, naarmate de werksters groter worden. Deze stijging is te wijten — bij het merendeel der arbeidsters — aan een geleidelijke afname van de koplengte en een constant blijven van de breedte (isometrie). Alleen bij de kleinste exemplaren is deze stijging te wijten aan een toename van de breedte.

b) Oogafstand (O.A.) en scapuslengte (Sc.L.)

De toename van deze twee kopmaten is verschillend. De afstand tussen de facetogen werd gekozen naar het voorbeeld van KIIL (1934). Bij *Camponotus herculeanus* werd op grond van deze maat de frequentiecurve van de verhouding koplengte/kopbreedte, in twee gedeelten gesplitst, nl. de kurve van de „breedkoppige” en „smalkoppige” werksters (figuur 36).



FIGUUR 36.

Frequentie-polygoon van de oogafstand bij *Camponotus herculeanus* L., volgens de gegevens van KIIL (1934) en bij *Formica rufa piniphila* Schenck, Serie V-7-50-A t/m I.

Op de absis de afstand tussen de ogen, uitgedrukt in mm, op de ordinaat de frequentie, uitgedrukt in percenten.

Het bereik in beide groepen is zeer verschillend. Daarenboven zou bij *herculeanus* sprake zijn van twee groepen: de „smalkoppige” en de „breedkoppige”.

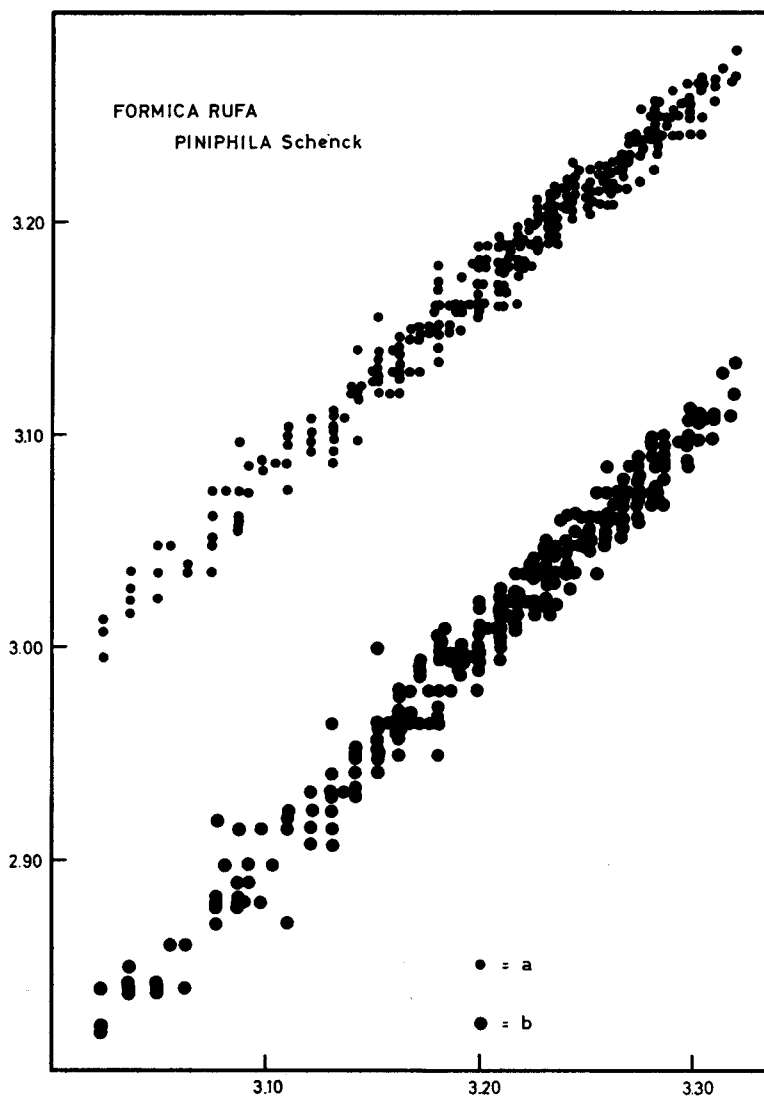
Bij *piniphila* echter blijkt deze afstand relatief hetzelfde toe te nemen als de middentibia, terwijl de scapuslengte dezelfde aanwas vertoont als de koplengte (zie tabel XXIV, blz. 86).

De twee rechten, die de uitgezette data in een logaritmisch diagram



vormen, convergeren, naarmate de werksters langer worden (figuur 37). Bij de afstand tussen de facetogen vinden wij volledige isometrie. De allometrische constante is gelijk aan 1,01 en de isometrische vergelijking luidt :

$$Y = 0,61 X^{1,01}$$



FIGUUR 37.

Diagram op dubbel logaritmische schaal van de scapuslengte (a) en de oogafstand (b) bij 315 werksters van *Formica rufa piniphila* Schenck, Op de absis de logaritme van de middentibia, op de ordinaat de logaritme van de twee maten.

De waargenomen data liggen in beide gevallen op één rechte lijn, terwijl de allometrische toename verschillend is.

Duidelijke negatieve allometrie vertoont daarentegen de scapuslengte. De constante „k” is in dit geval 0,90 en de toename van de schaft beantwoordt aan de vergelijking :

$$Y = 2,02 X^{0,90}$$

De verschillende verhoudingen, die met behulp van deze twee lengtematen kunnen opgesteld worden, geeft tabel XXVII.

TABEL XXVII

Gegevens over een zestal verhoudingen bij de werksters van *piniphila*.

	Ti-2 L. /Sc.L.	Ti-2 L. /O.A.	K.L. /Sc.L.	K.B. /Sc.L.	Sc.L. /O.A.	K.B. /O.A.
I	1,04	1,58	1,10	0,95	1,52	1,44
II	1,05	1,58	1,12	0,97	1,51	1,47
III	1,06	1,57	1,12	0,99	1,48	1,47
IV	1,07	1,57	1,11	1,00	1,47	1,47
V	1,07	1,57	1,10	1,01	1,46	1,47
VI	1,09	1,58	1,10	1,02	1,45	1,47
VII	1,11	1,58	1,10	1,03	1,43	1,47

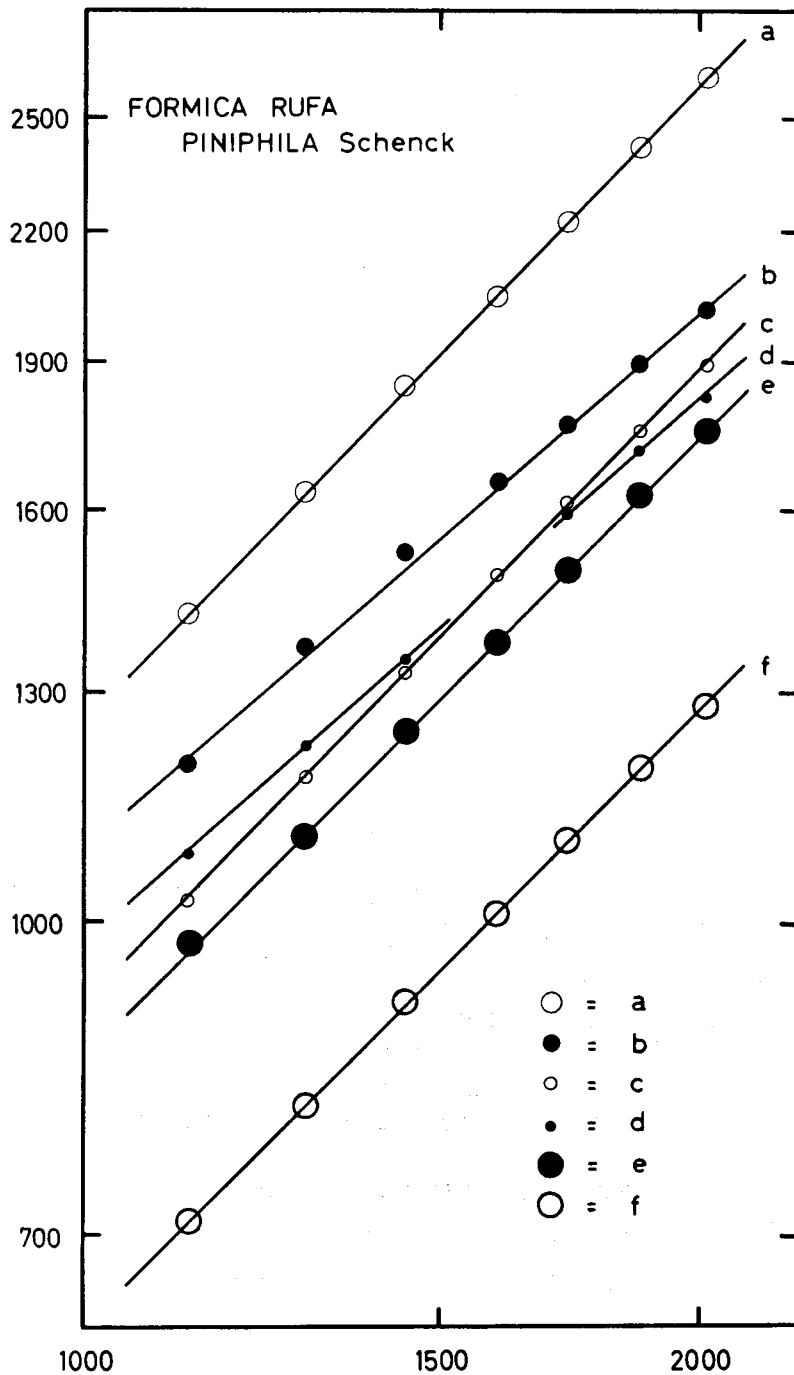
Hieruit blijkt dat de verhouding koplengte/scapuslengte (K.L./Sc.L.) constant blijft door alle groepen heen. Beide maten hebben dezelfde (negatieve) allometrie. Ditzelfde verschijnsel vinden wij eveneens terug bij de verhoudingen middentibia/oogafstand (Ti-2 L./O.A.) en kopbreedte/oogafstand (K.B./O.A.). Daar echter bij de eerste groep, dus de allerkleinste morfen, de afstand tussen de ogen relatief groter is, is de verhouding hier het kleinste. Vanaf groep II blijft de verhouding K.B./O.A. constant. Dit verklaart, waarom juist bij de allerkleinste exemplaren de ogen buiten de kopomtrek uitsteken.

De verhouding kopbreedte/scapuslengte (K.B./Sc.L.), evenals de verhouding middentibia/scapuslengte (Ti-2 L./Sc.L.) nemen toe, naarmate de lengte der werksters stijgt. Aanvankelijk is de lengte van de schaft zelfs groter dan de kopbreedte, maar vanaf 6,3 mm (IV) is de breedte groter dan de scapus.

#### c) Voor- en achtertibialengte (Ti-1 L. en Ti-3 L.)

Beide tibia's nemen isometrisch toe (figuur 38). De vergelijking voor de voortibia luidt :

$$Y = 0,77 X^{1,02}$$

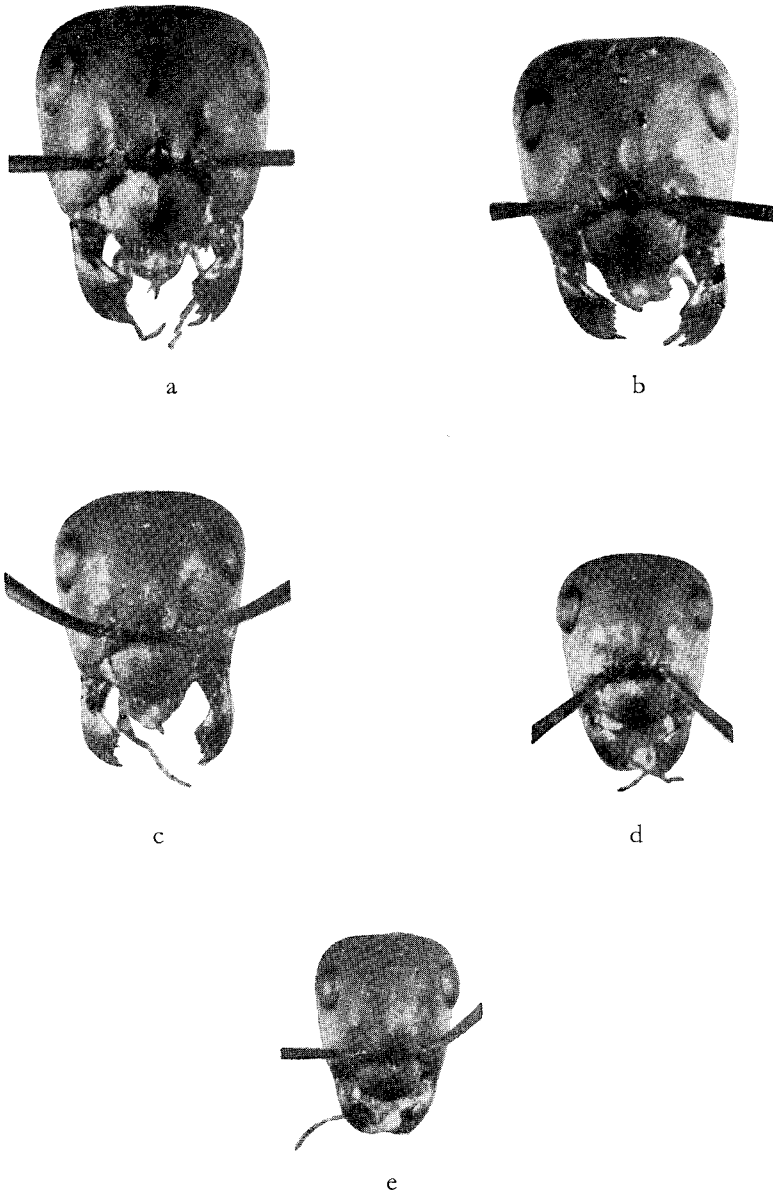


FIGUUR 38.

Logaritmisch diagram van de allometrische vergelijkingen van de lengte van de achttertibia (a), koplengte (b), kopbreedte (c), scapuluslengte (d), de lengte van de voortibia (e) en van de oogafstand (f) bij 315 werkers van *Formica (Formica) rufa piniphila* Schenck.

Op de absis de lengte van de middentibia in mikron op logaritmische schaal, op de ordinaat de logaritme van de besproken maten.

In alle gevallen is de allometrische toename monofasisch. Bij de koplengte (b) en bij de scapuluslengte (d) is de aanwas negatief, bij de overige maten isometrisch.



FIGUUR 39.

Koppen van werkers van *Formica rufa piniphila* Schenck, uit nest Pin. I., St. Elisabeth, Heythuizen, 12/IV/1956, coll. van Boven 1051.

Naargelang de lichaamslengte vermindert van 8,8 tot 4,5 mm, verandert de kopvorm. Dit is hoofdzakelijk te wijten aan de negatieve allometrie van koplengte (de kopbreedte neemt isometrisch af) en aan het uitsteken van de facetogen buiten de zijranden van de kop, bij de kleinste morfen.

Vergroting : 18 x

en voor de achtertibia :

$$Y = 0,98 X^{1,04}$$

De standaardmaat is 1,15 maal groter dan de voortibia en ca 0,78 kleiner dan de achtertibia. De absolute lengte van de drie tibia's neemt derhalve, van voren naar achteren, niet gelijkelijk toe, maar in de verhouding : 10 : 12 : 15.

## II. — Interpretatie

Al de hier beschouwde maten nemen bij *Formica rufa piniphila* monofasisch toe. Er bestaat derhalve slechts één werksterklasse (zie figuur 39), waarvan de lichaamslengte kan variëren van 4,5 tot 9,0 mm. De kop van deze arbeidsters vertoont twee gradienten : een negatieve (koplengte en scapuslengte) en een isometrische (kopbreedte en afstand tussen de facetogen).

Vanwege de negatieve allometrie en isometrie van koplengte en breedte, is het model van de kop morfologisch aan veranderingen onderhevig. Doordat de lengte langzamer en geringer toeneemt dan de breedte, lijkt het of de kop breder wordt, als de lichaamslengte toeneemt.

Tot deze — eigenlijke onjuiste — interpretatie kwam ook KILL (1934) bij *Formica rufa*, op grond van de numerieke verandering van zijn verhouding koplengte/kopbreedte. Deze verhouding is het omgekeerde van een index en de grootste waarden vindt men juist bij de kleinste exemplaren.

Uit het voorafgaande blijkt echter dat men moet spreken van een korter worden van de kop, naarmate de werksters langer worden. Doordat daarenboven de afstand tussen de ogen relatief het grootste is bij de allerkleinste werksters, springen de facetogen bij deze grootte iets buiten de zijranden van de kop uit.

Morfologisch is dus ook bij *piniphila* — zij het in veel mindere mate dan bij *wilverthi* — de kop van een grote werkster niet de vergrote weergave van die van een kleine arbeidster.

De verschillen tussen beide extremen zijn echter niet zo groot. Alle werksters vertonen de typische karaktertrekken van een *piniphila* kolonie.

Men zou derhalve mogen zeggen, dat het polymorfisme van een bosmierenkolonie zich feitelijk beperkt tot een lengtepolymorfisme en dat zij praktisch monomorf zijn in vorm.

## HOOFDSTUK IV

### *LASIUS (DENDROLASIUS) FULIGINOSUS* LATREILLE

#### A. — DE KLIM- EN DAALSNELHEID

*Lasius fuliginosus*, de glanzende houtmier, is de meest bekende kartonbouwende mier van onze streken. Gedurende de laatste dertig jaar heeft haar verspreiding een grote vlucht genomen, zodat men thans overal deze glimmend, zwarte mier kan ontmoeten (VAN BOVEN, 1949).

Oecologisch is deze soort nauw verbonden met de plantenwereld. Hun zwart-grijs kartonnest kan zich voor het grootste gedeelte bevinden tussen de wortels van een boom, maar ook kan het geheel in het kernhout van de stam gelegen zijn. De werksters hollen de stam uit en bouwen hierin talloze kleine kamers, gangen en verdiepingen, die grotendeels bestaan uit een zelfvervaardigd karton.

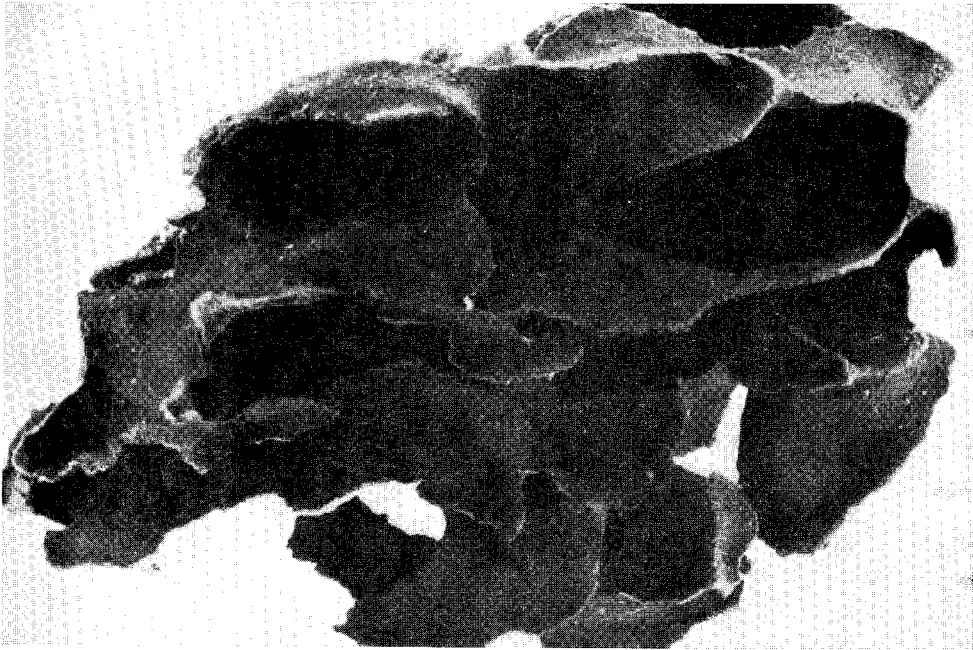
Met de kaken worden de afgeknaagde, kleine houtpartikels bewerkt en tegelijkertijd vermengd met een afscheiding van de sterk ontwikkelde speekselklieren (STUMPER, 1950). Ligt het nest meer tussen de wortels, dan worden naast zaagsel, ook zand, mineralen en ander fijn materiaal gebezigd.

Volgens VERHAGEN (1931) zouden alleen de horizontale delen van de nestkamers, m.a.w. de vloer en de zoldering, bestaan uit kleine, aaneengeplakte houtsplinters, terwijl de verticale wanden van de vertrekken en gangen nog duidelijk de overlangse vezels van de stam vertonen.

Figuur 40 geeft een fragment van een kartonnest, dat voornamelijk gelegen was tussen de wortels van een afgezaagde dennenboom (*Picea spec.*).

De gezamenlijke kopklieren scheiden de typische, aromatische geur af (STUMPER, 1921), karakteristiek voor de glanzende houtmier. Bij grote kolonies kan men deze frisse geur bij een oppervlakkig contact reeds onmiddellijk waarnemen. Ook de trekkende colonne over de straatweg verspreidt deze geur.

STUMPER (1952), die de secreties van deze klieren heeft onderzocht, zegt dat de aromatische geur onaangenaam is bij sterke concentratie, maar tamelijk aangenaam in verdunde toestand. Deze specifieke geur zou zelfs sterker zijn dan de nestgeur (STUMPER, 1953), zodat een samenbrengen van werksters uit geheel verschillende nesten, zonder enige vijandelijkheid verloopt.



FIGUUR 40.

Fragment van een kartonnest van *Lasius* (*Dendrolasius*) *fuliginosus* Latr., de glanzende houtmier.

Nunhem, X, 1941, coll. van Boven 14 A.

Vergroting : ruim tweemaal.



FIGUUR 41.

Werksters van *Lasius* (*Dendrolasius*) *fuliginosus* Latr., de glanzende houtmier, rond een Aphidide in de schorsspleet van een zomereik (*Quercus robur* L.), nest *Fuliginosus* II.

St. Elisabeth, Heythuizen, 6/VIII/1954.

Vergroting : driemaal.



De voedselbronnen van een *fuliginosus* kolonie zijn voornamelijk gelegen in de afscheidingsprodukten van luizen (*Aphididae* en *Coccidae*), die de mieren tussen de schorsspleten van de stam (zie figuur 41) of verspreid over de kroon, bewaken, verzorgen en „melken”.

Evenals *Lasius niger* en *brunneus* heeft *fuliginosus* meestal vaste, grote straatwegen, waarop onophoudelijk de werksters op en neer lopen.

In ons waarnemingsgebied — het landgoed St. Elisabeth, Heythuizen — bewoont de hier onderzochte kolonie *Fuliginosus* II een oude lindeboom (*Tilia americana* L.). De hoofdstraat van dit nest was gelegen op een zomereik (*Quercus robur* L.), die ongeveer acht meter zuidelijker lag. Het horizontale deel van deze straat liep verborgen tussen hoog opgroeiend gras en onder hakhout. De verticale straat op de boomstam zelf, liep hoofdzakelijk tussen de spleten in de schors.

Op de stam kon deze straat zwenken van Noord naar Oost, tot Zuid-Oost, naargelang de vaak westenwind van Zuid-West naar Noord-West draaide.

Doordat de *fuliginosus* werksters hoofdzakelijk trokken in de schors-spleten, waren de mieren practisch onafhankelijk van de kleine schommelingen van het macro-klimaat. Regen, plotselinge afkoeling of wind, hadden geen zichtbare invloed op de lust tot trekken, noch op de snelheid zelf.

Gedurende het gehele seizoen; zowel overdag als 's nachts, zagen wij de straat op de zomereik bevolkt met een band van trekkende mieren. Zodra in het vroege voorjaar de eerste werksters uit hun winterslaap ontwaakten en de temperatuurdrempel bereikt werd, verscheen deze werklustige soort op de stam om niet meer te verdwijnen, voordat in het najaar opnieuw de temperatuur lager werd dan de aktiviteitsdrempel. Waarnemingen in dezelfde zin hebben wij eveneens kunnen doen bij *Lasius brunneus* op een esdoorn (*Acer spec.*) en bij *Lasius niger* en *brunneus* op een lindeboom (*Tilia spec.*) te Leuven in de afgelopen jaren.

In plaats van een horizontale loopsnelheid, zoals wij bij *Formica rufa piniphila* hebben nagegaan, hebben wij bij *fuliginosus* de (verticale) klim- en daalsnelheid onderzocht. De dalende werksters zijn volgedronken, met een sterk gezwollen gaster, waarvan de witte bindweefselvliezen duidelijk zichtbaar zijn. Fysogastrie is een zeer normaal verschijnsel bij alle *Lasius* soorten. Door de glimmend zwarte kleur van *Lasius fuliginosus* vallen de witte bandjes op het gaster op. De klimmende mieren hebben daarentegen een normaal gaster.

Dank zij een reukspoor (BRUN, 1914), dat over de gehele druk bevolkte straatweg is uitgespreid, lopen de mieren zonder zoekbewegingen door. Wel schijnen in het voorjaar, bij de aanleg van het weggennet, visuele prikkels (de facetogen bezitten 250-300 ommatiden) een zeer voorname rol te spelen. Zodra echter de mierenstraat meer belopen wordt, wordt tegelij-

kertijd de reuk sterker en tenslotte spelen alleen olfactieve prikkels een rol (STUMPER, 1921).

In het geheel werden door ons in de jaren 1953 tot 1955, 280 snelheidsmetingen opgenomen bij kolonie *Fuliginosus* II (voor de data van deze series verwijzen wij naar het aanhangsel, blz. 125).

De gemiddelde snelheid, waarmee *fuliginosus* zich verticaal verplaatst, bedraagt 1,84 cm per seconde of 66 meter per uur (zie tabel XXVIII).

Volgedronken werksters dalen met een snelheid van 1,93 cm per seconde of 70 meter per uur, terwijl de klimsnelheid van uittrekkende arbeidsters 1,73 cm per seconde of 62 meter per uur is (figuur 42).

Het verschil tussen deze twee gemiddelden is statistisch betekenisvol. Maken wij voor dit doel gebruik van de z.g. U-test (WEBER, 1956), dan blijkt dat de waarde voor U — berekend op onze gegevens — 3,35 is, terwijl  $U = 2,58$  als  $P = 0,01$ . Bijgevolg ligt de berekende waarde van U buiten deze grenzen ( $- 2,58$  en  $+ 2,58$ ).

TABEL XXVIII

Gegevens over de klim- en daalsnelheid bij *fuliginosus*.

	N	M	$\sigma$
Algemene snelheid . .	280	$1,84 \pm 0,03$	$0,52 \pm 0,02$
Daalsnelheid . . . . .	152	$1,93 \pm 0,05$	$0,55 \pm 0,03$
Klimsnelheid . . . . .	128	$1,73 \pm 0,04$	$0,45 \pm 0,03$

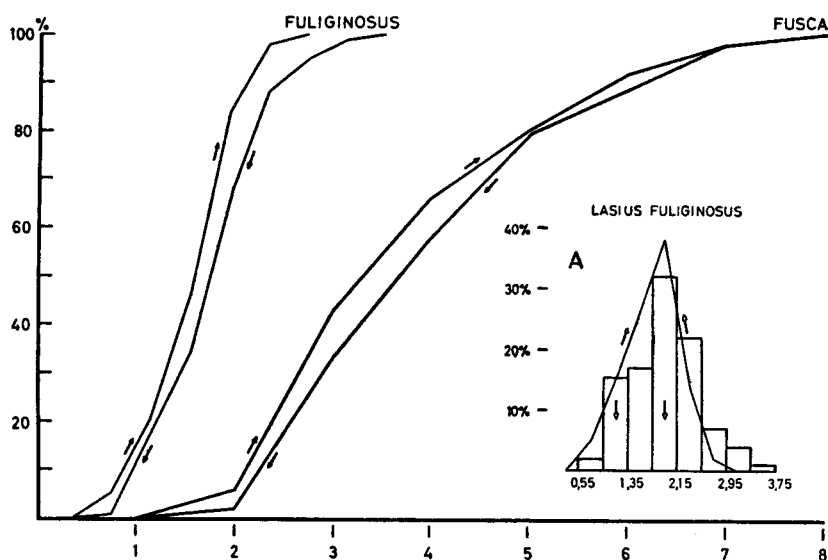
Het onderscheid tussen beide snelheden berust niet alleen op de zwaartekracht, maar ook op het feit dat de klimmende werksters tegen de tegenstroom van dalende, volgedronken mieren moeten optornen. De snelheid van de uittrekkende arbeidsters wordt hierdoor zeker iets vertraagd.

Serie V-8-54-A omvat een vijftigtal waarnemingen, die opgenomen zijn gedurende de nacht van 7 op 8 augustus 1954. Om 23.00 uur werden de eerste metingen genoteerd bij een luchttemperatuur van  $14,2^{\circ}$ , terwijl in de morgen rond 5 uur (luchttemperatuur  $13,6^{\circ}$ ) de waarnemingen werden gestaakt.

De windsterkte varieerde van 3-5, terwijl de windrichting in de loop van de nacht draaide van Zuidwest naar West-Zuidwest. De mieren liepen aanvankelijk aan de Oostzijde van de stam, maar gedurende de nacht draaide de mierenstraat meer naar Zuid, naarmate de wind meer uit Westelijke richting kwam.

De snelheid in het algemeen bedroeg 1,03 cm per seconde. Met een snelheid van 1 cm per seconde werd naar boven gelopen, terwijl de daalsnelheid (van volgedronken mieren) 1,06 bedroeg. Rond middernacht was

de populatiedikte op de straat 74 mieren per minuut (14 omhoog en 60 omlaag). In de vroege morgen (rond 3 uur) eveneens 75 werksters per minuut (27 omhoog en 48 omlaag). Pas tegen 5 uur werd de dichtheid iets minder. Voornamelijk moesten de observaties gestaakt worden, omdat de arbeidsters niet meer regelmatig doorliepen.



FIGUUR 42.

Diagram van de cumulatieve frequentie van de klim- en daalsnelheid bij *Lasius* (*Dendrolasius*) *fuliginosus* Latr. (linker ogieven) en bij *Formica* (*Serviformica*) *fusca* Auct. (rechter ogieven).

De snelheid is op de absis weergegeven, de frequentie op de ordinaat. Bij *fuliginosus* snijden de twee ogieven zich niet (uitgezonderd de gemeenschappelijke oorsprong). Vergelijk A, waarin de klimsnelheid bij de glanzende houtmier is weergegeven door een polygoon en de daalsnelheid door een histogram. Statistisch is het onderscheid tussen deze twee snelheden zeker.

Bij *fusca* snijden de ogieven zich. Het verschil tussen daal- en klimsnelheid is niet zeker.

Om 23,52 uur werd een klimmende werkster, met normaal gaster, gemerkt met een teken in aluminiumverf op de thorax. Na 2 uur en 22 minuten keerde dit exemplaar, volgedronken, uit de bladerkroon van de zomereik terug op de plaats van vertrek.

Vergelijken wij deze resultaten met de uitslagen verkregen bij *Formica fusca* in serie V-7-53-A, D, E en F (zie aanhangsel, blz. 125), dan blijkt dat de grauwwarte mier veel sneller loopt. Zoals wij zagen op pag. 80, liepen de werksters van *fusca* omhoog en omlaag met een snelheid van

4,28 cm per seconde of 154 meter per uur. Ruim 50 % van alle metingen lag tussen 3 en 5 cm per seconde. Evenals bij *fuliginosus*, kwamen steeds volgedronken werksters naar beneden, gemiddeld 4,37 cm per seconde aflegend. Het klimmen geschiedde iets langzamer, nl. 4,15 cm per seconde (zie tabel XXIX).

TABEL XXIX  
Gegevens over de klim- en daalsnelheid bij *fusca*.

	N	M	$\sigma$
Algemene snelheid ..	92	4,28 $\pm$ 0,15	1,46 $\pm$ 0,11
Daalsnelheid .....	45	4,37 $\pm$ 0,22	1,45 $\pm$ 0,15
Klimsnelheid .....	47	4,15 $\pm$ 0,21	1,44 $\pm$ 0,15

Statistisch bestaat er echter geen verschil tussen deze twee laatste snelheden. De berekende waarde van U blijft ver beneden de vereiste grootte (vergelijk figuur 42).

Het onderscheid tussen de twee soorten is echter groot. Dit verschil is ongetwijfeld te wijten aan de ongelijke lichaamslengte. *Formica fusca* kan vaak 1,5 maal zo groot zijn als *fuliginosus*.

Geheel afwijkend waren ook de gedragingen van beide nesten ten opzichte van het weer. *Lasius fuliginosus*, waarvan de waarnemingsboom een tiental meter meer noordelijk lag dan de eik van *fusca*, trok dag en nacht in druk bezette colonnes. Wind en regen, zelfs afkoeling van temperatuur hadden schijnbaar geen invloed op hun trekklust. Wel lag de mierenstraat beschut tegen directe wind, maar van de andere kant kreeg de stam nooit zon (10).

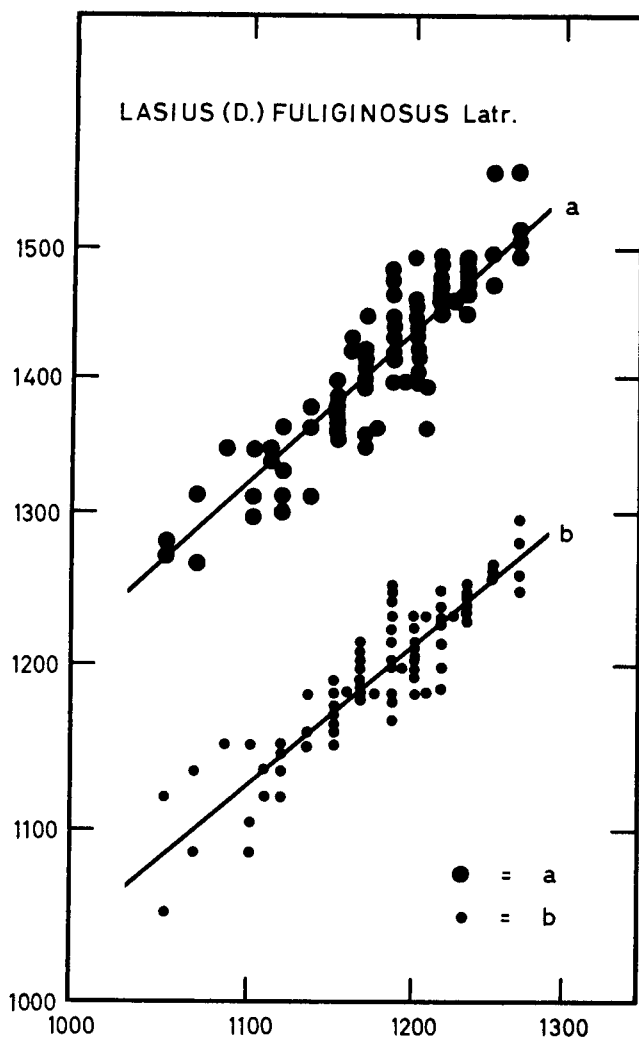
De zomereik, waarover *fusca* trok, lag meer open en onbeschut en gedurende de morgen lag de stam in de zon. De grauwwartten trokken alleen 's morgens en steeds afzonderlijk en verspreid. Zelfs bij optimale condities, was de populatiedikte — in verhouding tot *fuliginosus* — gering. 's Avonds en 's nachts hebben wij altijd tevergeefs naar uitgaande of thuiskerende *fusca* werksters gezocht.

O'ROURKE (1947), die de klim- en daalsnelheid heeft gechronomeetreerd bij *Formica rufa*, komt tot geheel andere uitslagen. Op 864 meter hoogte en bij een temperatuur van ca 15° C., bekomt hij voor de klimsnelheid 1,82 cm per seconde (5 waarnemingen) en voor het dalen 1,93 cm per seconde (5 waarnemingen) (11). Vergelijken wij dit met de resultaten,

(10) Reeds FOREL (1910), evenals STUMPER (1921) merkten reeds op, dat *fuliginosus* de schaduw volgt of door schaduwplekken wordt aangetrokken.

(11) De omzetting in cm/sec is van ons.

die wij bij *Formica fusca* verkregen, dan is het verschil zeer groot. Men zal voornamelijk in het geringe aantal waarnemingen de oorzaak hiervan moeten zoeken.



FIGUUR 43.

Logaritmisch diagram van de allometrische vergelijkingen van de kop-lengte (a) en scapuluslengte (b) bij 91 exemplaren van *Lasius fuliginosus* Latr. Op de absis de lengte van de standaardmaat : de middentibia, op de ordinaat de twee maten.

De kleine lengteschaal van de lichaamslengte (uitgedrukt in de middentibia) valt op en is kenmerkend voor deze monomorfe soort. In beide gevallen hebben wij een goede overeenkomst tussen de waargenomen data en de berekende allometrische, monofasische rechte.

## B. — TRIMORFISME

Het onderscheid tussen de drie kasten is bij *Lasius fuliginosus* zeer gering. De lengteschaal is niet groter dan 4 tot 6,5 mm, daar de grootste werksters maar een weinig kleiner zijn dan de gevleugelde wijfjes.

Een juistere weergave van het polymorfisme tussen de drie kasten geeft ons tabel XXX, waarin de volume-verhoudingen zijn aangegeven van de thorax en gaster.

TABEL XXX

Het trimorfisme bij *fuliginosus*, uitgedrukt in volume verhoudingen. ♀ mi = kleinste werkster; ♀ ma = grootste werkster.

Verhouding	♀ma/♀mi	♀/♀mi	♀/♀ma	♂/♀mi	♂/♀ma	♀/♂
Volume thorax	1,7	9,4	5,6	4,8	2,9	2,0
Volume gaster	1,7	2,3	1,4	1,1	0,6	2,1

Uit deze tabel volgt, dat de thorax van de grootste werkster van de glanzende houtmier 1,7 maal groter is dan die van de kleinste werkster en dat dezelfde verhouding geldt voor het volume van het gaster. Dit wijst er reeds op, dat er weinig verscheidenheid tussen de extremen van de werksterkaste zullen bestaan.

De koninginnen verschillen alleen van de werksters door de configuratie van de thorax, waarvan het volume 5,6 tot 9,4 maal zo groot kan zijn. Fysogastrie treedt bij de wijfjes van *Lasius fuliginosus* op na de bevruchting en de eierleggende, vleugelloze koningin kan een sterk vergroot en uitgezet gaster bezitten.

Het thoraxvolume bij de mannetjes is, evenals bij *piniphila* minder groot dan die van de wijfjes. De grootste werksters kunnen zelfs een gastervolume hebben (z o n d e r fysogastrie), dat groter is dan het overeenkomstige volume bij de mannetjes.

De gehele uiterlijke morfologie van de werkster komt overeen met die van de wijfjes. De typische uitgeholde achterhoofdsrand, evenals de convexe kopzijranden, zijn eigen aan beide kasten. Alleen is de kopbreedte in verhouding tot de koplengte groter bij de wijfjes, dan bij de werksters.

Dit komt tot uiting bij de kopindex (K.I.), die vanaf de kleinste werksters stijgt van 96 tot 102 bij de koninginnen (zie tabel XXXI).

De afstand tussen de ogen is bij de wijfjes relatief groter dan bij de werksters, maar in tegenstelling met *piniphila*, blijft de omtrek van de facetogen volledig binnen de zijranden van de kop. De ocellen zijn klein, maar duidelijk.

Bij de mannetjes steken de facetogen buiten de kopzijranden uit en is de kop daarenboven veel breder dan lang. De kopindex bedraagt 108 (115, als men de facetogen insluit). Eveneens hebben de mannetjes relatief een kortere schaft dan de wijfjes en werksters. De verhouding sca-

TABEL XXXI

De waarde van de kopindex (K.I.) en van enkele verhoudingen in verband met het trimorfisme bij *fuliginosus*.

	K.B. /O.A.	Sc.L. /O.A.	K.L. /Sc.L.	K.B. /Sc.L.	K.I.
Werkster mi. . . .	1,32	1,19	1,14	1,10	96
ma. . .	1,36	1,13	1,21	1,20	99
Koningin . . . . .	1,25	1,05	1,17	1,19	102
Mannetje . . . . .	1,29	0,89	1,34	1,44	108

puslengte/afstand tussen de ogen (Sc.L./O.A.) is zelfs kleiner dan 1.

De kaken zijn goed ontwikkeld, voorzien van een lange, spitse apicaaltand en getande eindrand. Bij de mannetjes bezitten zij alleen een kortere spitse apicaaltand en is de kauwrand glad.

De lichaamskleur is voor de drie kasten éénvormig : glimmend zwart.

#### C. — POLYMORFISME VAN DE WERKSTERKASTE

Het allometrisch-biometrisch onderzoek van de werksterkaste van *Lasius fuliginosus* berust op 91 werksters, waaraan ruim 700 metingen werden verricht. Alle arbeidsters stammen uit dezelfde kolonie (nest *Fuliginosus* II). Voor de data van deze steekproeven verwijzen wij naar het aanhangsel, blz. 125.

##### I. — *Allometrie en biometrie*

De lengteschaal van de standaardmaat, de middentibia, is voor dit onderzoek ingedeeld in vier klassen, elk met een klasinterval van 160 mikron.

Evenals bij *piniphila* vormen de uitgespreide data voor al de besproken maten, één enkele rechte in een logaritmisch diagram. De groepering in vier klassen is derhalve gerechtvaardigd. De berekende middenwaarde van de middentibia geeft tabel XXXII.

De standaardmaat blijkt zeer regelmatig toe te nemen en de opeenvolgende gemiddelden vormen een rekenkundige reeks (R.R.), waarvan het constante verschil 53,7 mikron is.

De relatieve toename, wanneer men dus de kleinste maat gelijk stelt aan 1, is verschillend, zowel voor de standaardmaat, als voor de veranderlijken (tabel XXXIII).

De scapuslengte (Sc.L.) en de pronotumbreedte (Pr.B.) nemen het minst toe, dan volgen koplengte (K.L.) en voortibia-lengte (Ti-1 L.). Alleen de kopbreedte (K.B.) neemt sneller toe dan de middentibia, terwijl

TABEL XXXII

De toename van de middentibia (Ti-2 L.) bij de werksters van *fuliginosus*. (R.R. = rekenkundige reeks).

N	Ti-2 L.	R.R.
10	1083	1083
27	1150	1137
40	1198	1190
14	1244	1244

TABEL XXXIII

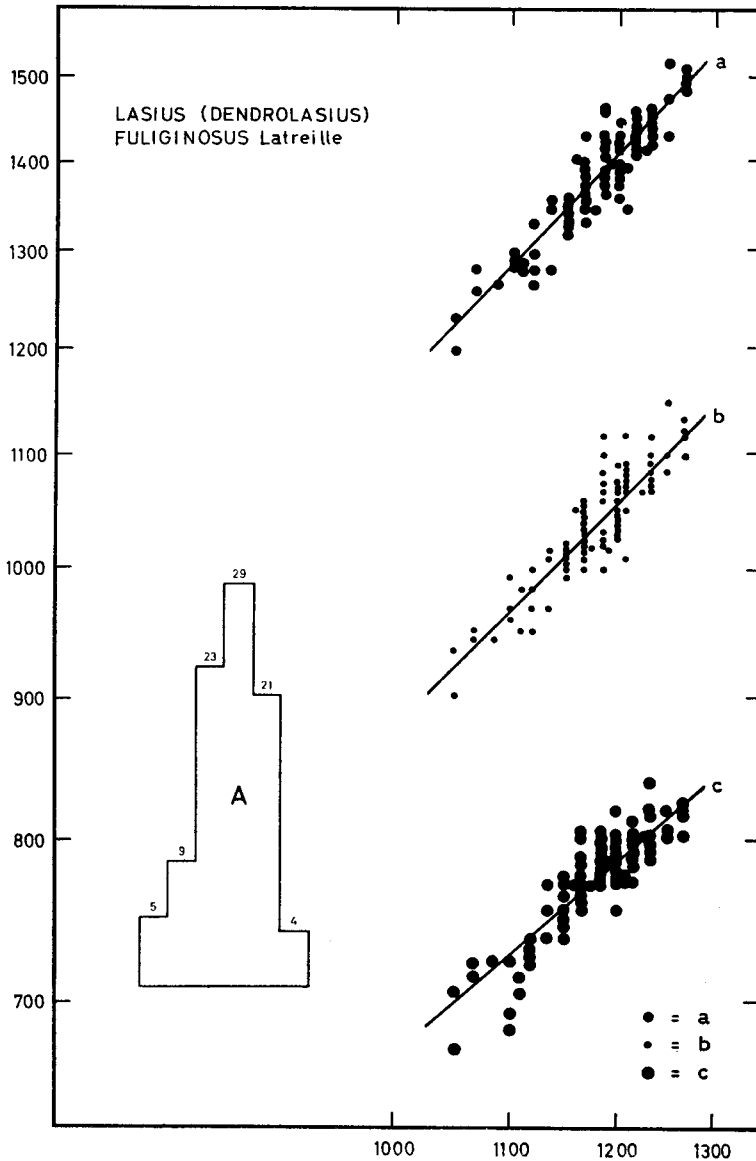
Gegevens over de absolute (M.) en relatieve toename (R.T.) van enkele maten in de werksterkaste van *fuliginosus*.

Middentibia L.		Koplengte		Kopbreedte		Oogafstand	
M.	R.T.	M.	R.T.	M.	R.T.	M.	R.T.
1083	1,00	1312	1,00	1265	1,00	954	1,00
1150	1,06	1379	1,05	1349	1,07	1014	1,06
1198	1,11	1438	1,10	1406	1,11	1056	1,11
1244	1,15	1491	1,14	1465	1,16	1100	1,15

Scapuslengte		Pronotumbreedte		Voortibia L.		Achttertibia L.	
M.	R.T.	M.	R.T.	M.	R.T.	M.	R.T.
1111	1,00	719	1,00	1001	1,00	1476	1,00
1175	1,06	760	1,06	1061	1,06	1576	1,07
1213	1,09	788	1,10	1101	1,10	1642	1,11
2151	1,13	811	1,13	1145	1,14	1699	1,15





FIGUUR 44.

Logaritmisch diagram van de allometrische vergelijkingen van de kopbreedte (a), van de afstand tussen de facetogen (b) en van de pronotumbreedte (c) bij 91 werkers van *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* Latreille. Op de absis de lengte van de middentibia in mikron, op de ordinaat de lengte van de drie beschouwde maten.

Ook hier een goede overeenkomst tussen de waargenomen data en de berekende allometrische rechten.

Het frequentie histogram van de middentibia (A), ingedeeld in 6 klassen en bij dezelfde exemplaren, is duidelijk unimodaal. De frequentie is boven iedere klas aangegeven.

de afstand tussen de ogen (O.A.) en de achtertibia (Ti-3 L.) even snel toenemen als de basismaat.

Bij *fuliginosus* nemen koplengte en breedte respectievelijk negatief ( $k = 0,93$ ) en positief ( $k = 1,07$ ) toe. De twee rechten, die de monofasische allometrie van de kopmaten uitdrukken, convergeren, naarmate de werksters groter worden (figuur 43a en 44a).

De overeenkomst tussen de berekende data en de waargenomen gegevens is zeer goed, zoals blijkt uit tabel XXXIV.

TABEL XXXIV

De overeenkomst tussen de waargenomen en berekende waarden van koplengte en kopbreedte bij *fuliginosus*.

Koplengte : $Y = 1,99 X^{0,93}$		Kopbreedte : $Y = 0,73 X^{1,07}$	
Waargenomen	Berekend	Waargenomen	Berekend
1312	1310	1265	1265
1379	1382	1349	1349
1438	1436	1406	1406
1491	1487	1465	1465

Bij de kleinste morfen bedraagt de kopindex (K.I.) 96, voor de drie overige groepen blijft hij constant 98. Geheel in overeenstemming hiermee is de waarde van de verhouding middentibia/kopbreedte, die eveneens alleen bij de kleinste exemplaren iets afwijkt, terwijl de verhouding middentibia/koplengte constant blijft over de gehele lengteschaal.

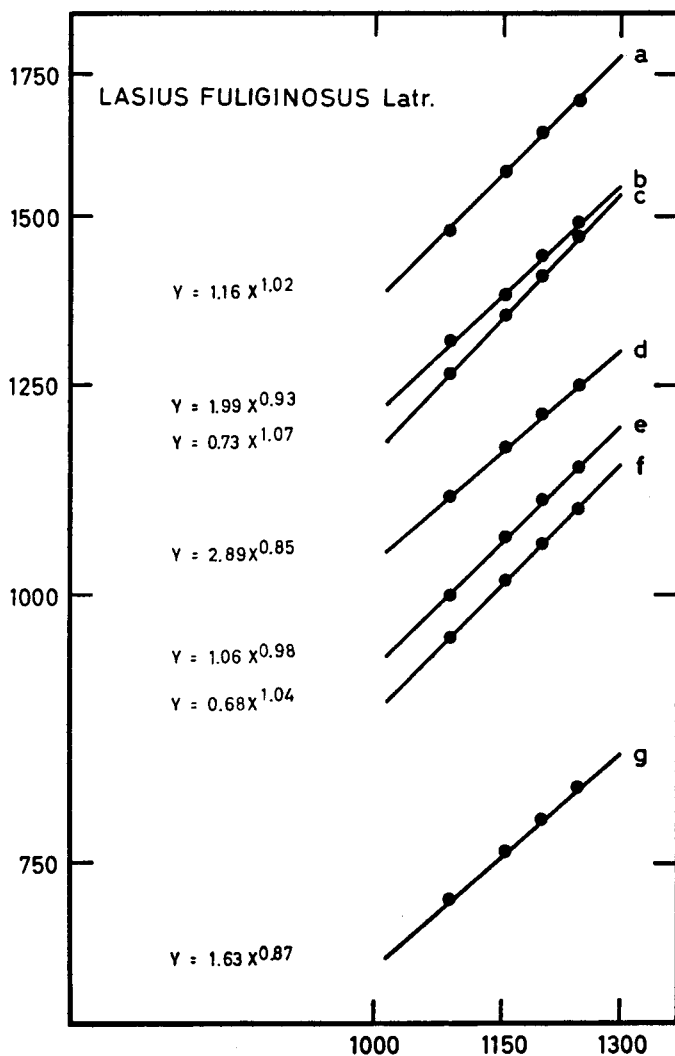
De scapuslengte neemt negatief toe (figuur 43b). De allometrische constante „ $k$ ” is niet groter dan 0,86 en luidt de allometrische vergelijking :

$$Y = 2,89 X^{0,86}$$

Aangezien de afstand tussen de ogen (O.A.) isometrisch toeneemt ( $k = 1,04$ ), neemt de waarde van de verhouding scapuslengte/oogafstand (Sc.L./O.A.) af, naarmate de werksters groter worden. Omgekeerd neemt de verhouding kopbreedte/scapuslengte (K.B./Sc.L.) toe (zie tabel XXXV).

De allometrische aanwas van de voor- en achtertibia is isometrisch (figuur 45). De constante „ $k$ ” is respectievelijk 0,98 en 1,02. De absolute waarde van de lengte van de drie tibia's neemt toe in de verhouding 10 : 11 : 15.

Naast deze maten hebben wij bij *Lasius fuliginosus* eveneens de pro-



FIGUUR 45.

Diagram op dubbel logaritmische schaal van de allometrische vergelijkingen van de lengte van de achtertibia (a), van de koplengte (b), kopbreedte (c), scapuslengte (d), van de lengte van de voortibia (e), van de oogafstand (f) en van de pronotumbreedte (g) bij 91 werksters van *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* Latr.

Op de absis de lengte van de middentibia in mikron, op de ordinaat de beschouwde maten, eveneens uitgedrukt in mikron.

Met het langer worden van de werksters, nemen de koplengte (b), kopbreedte (c), scapuslengte (d) en pronotumbreedte (g) allometrisch toe, de overige maten isometrisch. In tegenstelling met hetgeen wij zagen bij *pinipbila*, neemt bij *fuliginosus* de kopbreedte sneller toe dan standaardmaat. Al de maten nemen monofasisch toe.

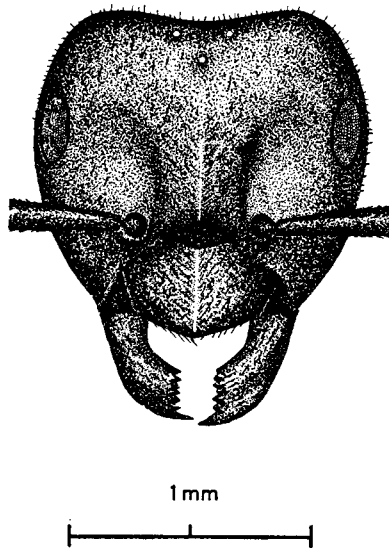
TABEL XXXV

Gegevens over een drietal verhoudingen in de werksterkaste van *fuliginosus*.

	K.L. /Sc.L.	K.B. /Sc.L.	Sc.L. /O.A.
I	1,18	1,14	1,17
II	1,17	1,15	1,16
III	1,19	1,16	1,15
IV	1,19	1,17	1,14

notumbreedte gemeten (figuur 45). WILSON (1953) maakt van deze grootheid gebruik als standaardmaat. Wil men echter de uitslagen van deze auteur met onze resultaten vergelijken, dan moet men rekening houden met het volgende : de toename van de pronotumbreedte t.o.v. de midden-tibia is wel monofasisch, maar uitgesproken negatief. De allometrische constante „k” is 0,87 en de vergelijking wordt :

$$Y = 1,63 X^{0,87}$$



FIGUUR 46.

Kop van een werkster van *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* Latreille, de glanzende houtmier.

Getekend naar een exemplaar uit nest FULIGINOSUS II.

Bijgevolg als wij deze breedte eveneens zouden gekozen hebben als standaardmaat, dan zouden onze resultaten veel verschillen. In dit geval immers neemt de koplengte positief toe ( $k = 1,06$ ) en vertoont de kopbreedte een uitgesproken positieve aanwas ( $k = 1,22$ ). De scapuslengte daarentegen — zoals te verwachten was — neemt isometrisch toe ( $k = 0,98$ ).

Welke van de twee maten, van allometrisch standpunt uit, meer geijkt is om als basismaat gekozen te worden, zal men moeilijk met zekerheid kunnen aantonen. Wij gaven de voorkeur aan de lengte van de middentibia, omdat dit lichaamsdeel niet alleen gemakkelijker, maar ook zuiverder kan gemeten worden, dan de breedte van het pronotum, dat immers steeds gewelfd is.

Bovendien is de lengte van de middentibia volledig onafhankelijk van de veranderingen, die de z.g. atypische vormen kunnen ondergaan. Voor de configuratie van de thorax geldt dit maar zelden, daar het polymorfisme zich primair in de kopvorm en op de tweede plaats in de configuratie van de thorax uit. Wijzigingen in de mesothorax, hebben een terugslag op de vorm van het pronotum. Op grond hiervan lijkt ons deze grootheid geen geschikte standaardmaat.

## II. — Interpretatie

De toename van de verschillende besproken maten bij *Lasius fuliginosus*, verloopt steeds monofasisch. Wij hebben derhalve slechts één werksterkaste, waarvan de lichaamslengte varieert van 4,0 tot 5,5 mm.

Het positieve en negatieve karakter van de allometrische constante „ $k$ ” voor de twee voornaamste kopmaten (koplengte en breedte), is niet groot. In feite verandert niets aan het morfologisch uitzicht van de kop. Alleen zal een grotere werkster relatief een iets grotere sprietschaft hebben dan de kleinere. Voor het overige is de grotere werkster identiek aan de kleinere.

*Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* is dus uitgesproken monomorf, niet alleen in lengte maar ook in vorm.

## HOOFDSTUK V

### ANALYSE VAN DE VERKREGEN RESULTATEN

Uit de conclusies van de voorafgaande hoofdstukken blijkt, dat het polymorfisme van de werksterkaste der *Formicidae* zich op velerlei wijzen kan uiten.

Geenszins wordt het alleen bepaald door een verschil in lichaams-lengte, maar vooral door een individuele verscheidenheid in vorm. Deze verscheidenheid uit zich voornamelijk en op de eerste plaats in de vorm van de kop.

Twee van de hier bestudeerde soorten, nl. *Dorylus* (*Anomma*) *wilverthi* Emery en *Lasius* (*Dendrolasius*) *fuliginosus* Latreille bepalen feitelijk de twee extremen van deze vormenrijkdom. *Formica* (*Formica*) *rufa piniphila* Schenck daarentegen is slechts één van de vele schakels van de lange keten, waarmee deze twee extremen verbonden zijn.

#### A. — VERGELIJKING TUSSEN DE DRIE BESTUDEERDE VORMEN

Terwijl bij *piniphila* en *fuliginosus* de toename t.o.v. de basismaat monofasisch is, zien wij daarentegen bij *wilverthi* een vierfasische allometrie.

In dit laatste geval immers vertoonde de gebroken rechte, die de aanwas van de kopmaten t.o.v. van de middentibia weergaf, in een logaritmisch diagram, drie kritische punten. De toppen van de vier opeenvolgende rechten, die wij derhalve konden onderscheiden, sloten aan elkaar aan. Van discontinuïteit was geen sprake. Op grond van deze gegevens, behoren dus alle morfen van een *wilverthi* populatie slechts tot één werksterkaste, waarin wij echter vier allometrische fasen kunnen onderscheiden. M.a.w. *wilverthi* — en in het algemeen gesproken alle *Anomma*'s — zijn een typisch voorbeeld van onvolledig polymorfisme. De verschillende stadia zijn niet scherp van elkaar gescheiden, maar door overgangen onderling verbonden.

Tot nu toe is een dergelijk uitgesproken allometrie bij mieren nooit geconstateerd. WILSON (1953) toonde aan dat bij de Formicine *Oecophylla smaragdina* en bij de Myrmicine *Pheidole rhea* een drie fasische allometrie voorkomt. In dit geval vertonen de twee gebroken rechten naast één kri-

tisch punt, discontinuïteit. Beide soorten zijn dus voorbeelden van een practisch compleet dimorfisme. Jammer genoeg is de basismaat in beide gevallen verschillend. Bij *Oecophylla* wordt de kopbreedte ter hoogte van de ogen (X) vergeleken met de toename van de scapuslengte (Y), terwijl bij *Pheidole* de maximale pronotumbreedte (X) vergeleken wordt met de kopbreedte ter hoogte van de ogen (Y). Eigenlijk wordt dus in dit onderzoek twee veranderlijken met elkaar vergeleken. De waarde van de allometrische constante wordt hierdoor sterk beïnvloed en is zijn waarde veel hoger dan bij een vergelijking met een isometrische standaardmaat. Daarom moeten wij de uitslagen van WILSON enigszins kritisch beoordelen.

Bij *piniphila* en *fuliginosus* hebben wij eveneens te doen met slechts één werksterkaste en berust het verschil tussen deze twee soorten hoofdzakelijk op het onderscheid in het bereik van de lichaamslengte.

Bij *piniphila* blijkt immers dat het polymorfisme zich feitelijk beperkt tot een lengtepolymorfisme. Wel verandert door de negatieve allometrie van de koplengte en isometrie van de kopbreedte, de kopvorm en stekken daarenboven bij de kleinste exemplaren de facetogen buiten de zijranden van de kop uit, toch zijn deze wijzigingen gering in verhouding tot de lengteschaal. Morfologisch kan men moeilijk een indeling in werkster maior, media en minor rechtvaardigen. Allometrisch en biometrisch ontbreekt iedere grond voor een dergelijk onderscheid.

*Lasius fuliginosus* tenslotte is een typisch voorbeeld van een volledige monomorfe mierensoort, zowel in lichaamslengte als in vorm.

#### B. — DE ALLOMETRISCHE EVENWICHTSTOESTAND BIJ *wilverthi*

Reeds vroegere auteurs hebben — zoals wij zagen — voor de verschillende morfen van de trekmiere de namen werkster maior, media, minor en minima gebezigd. De indeling, die hierdoor naar voren werd geroepen, bleef echter vaag omlijnd en de grenzen van iedere groep waren afhankelijk van een persoonlijke interpretatie.

Thans zijn wij echter in staat om ieder stadium — bij *wilverthi* tenminste — een vaste inhoud te geven, daar wij de benaming maior, media, minor en minima kunnen binden aan een bepaalde grootte, ieder zelfs met min of meer eigen en karakteristieke morfologische kenmerken.

Vergelijken wij immers de waarden van de allometrische constante „k” voor de koplengte (a), kopbreedte (b) en scapuslengte (c) bij de drie bovengenoemde soorten, dan zien wij het volgende (zie tabel XXXVI).

Voor de werkster minima (I) en minor (II) van *wilverthi* is de waarde van de constante voor koplengte en breedte sterk negatief en voor de sca-

puslengte uitgesproken positief. Bij de werkster maior (IV) zijn de verhoudingen juist omgekeerd : de scapuslengte neemt negatief toe, terwijl zowel de koplengte, maar vooral de kopbreedte sneller toenemen dan de middentibia.

TABEL XXXVI

De waarden van de allometrische constante „k” voor koplengte (K.L.), kopbreedte (K.B.) en scapuslengte (Sc.L.) in de vier fasen (I-IV) van *wilberthi* en bij *piniphila* en *fuliginosus*.

Fase	<i>wilberthi</i>				<i>piniphila</i>	<i>fuliginosus</i>
	I	II	III	IV		
L.L.(mm)	2,3-3,1	3,1-4,3	4,3-7,3	7,3-13,0	4,6-8,7	4,0-5,5
K.L.(a)	0,60	0,35	0,71	1,13	0,88	0,93
K.B.(b)	0,65	0,42	0,87	1,48	1,04	1,07
Sc.L.(c)	1,20	1,20	0,73	0,73	0,90	0,86

De werkster media (III) houdt het midden tussen deze twee extremen. Niet alleen nemen de drie kopmaten negatief toe, maar vooral is het verschil in aanwas tussen deze grootheden onderling gering en weinig op de voorgrond tredend.

Het grote onderscheid tussen de drie constanten bij de werkster minima en minor, evenals bij de werkster maior, maakt dat het morfologisch uitzicht van de kop bij de kleinste en grootste morfen in ieder van deze stadia, zeer verschillend is. Al kan de schaal van de lichaamslengte beperkt zijn, zoals in fase I en II, toch zijn de morfologische wijzigingen in de loop van de toename, duidelijk waarneembaar. Bij de werkster maior is daarenboven het bereik van de lichaamslengte redelijk groot — minstens zo groot als bij de werksters van *piniphila* — en is de kopvorm, vooral door de uitgesproken positieve allometrie van de breedte, bij een lichaamslengte van 7,5 mm geheel verschillend van die van 12 tot 13 mm.

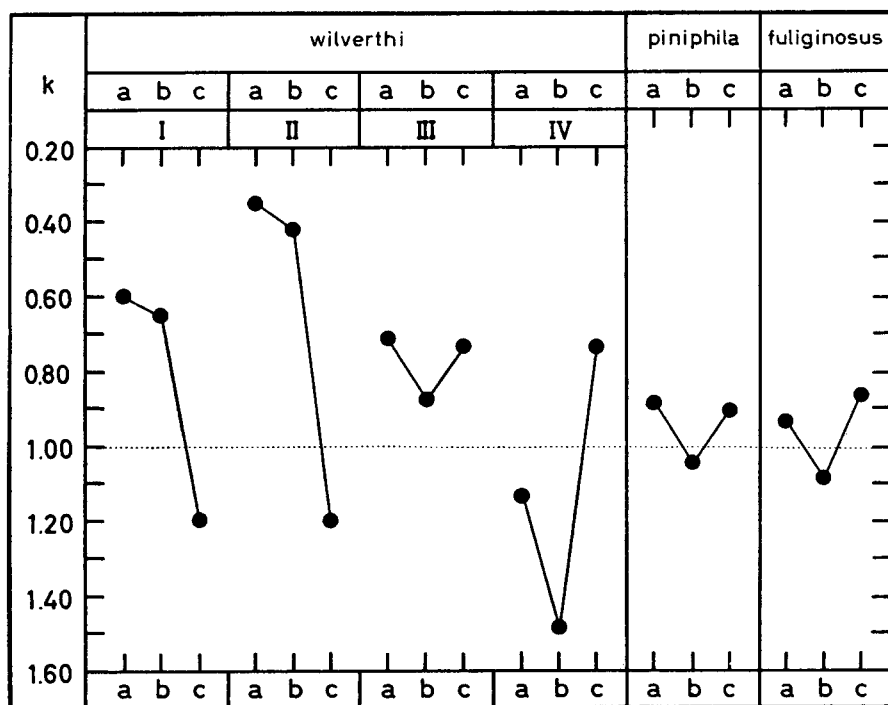
Bij de werkster media daarentegen is een evenwicht in de aanwas van de drie kopmaten gekomen, met het gevolg, dat de kopvorm van een werkster van 4,5 mm niet veel verschilt van die van 7,3 mm (vergelijk figuur 24 op blz. 62).

Ditzelfde evenwicht vinden wij eveneens terug bij de monofasische



allometrie van *piniphila* en *fuliginosus*. Bij deze species nemen de koplengte en scapuslengte negatief toe, de kopbreedte isometrisch of zwak positief. Het onderscheid tussen de drie constanten onderling is echter in beide gevallen gering.

Verbinden wij de waarden van de drie allometrische constanten van koplengte, kopbreedte en scapuslengte, dan verkrijgen wij diagram, figuur 47. Hieruit blijkt dat de configuratie bij de werkster media van *wilverthi*, dezelfde V-vorm heeft als bij de enige werksterfase van *piniphila* en *fuliginosus*.



FIGUUR 47.

Diagram van de waarden van de allometrische constante „k” voor de koplengte (a), kopbreedte (b) en scapuslengte (c) bij *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery, *Formica (Formica) rufa piniphila* Schenck en bij *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* Latr.

Iedere fase bij *wilverthi* (I t/m IV) heeft een eigen typische groepering van de drie constanten. Bij *piniphila* en *fuliginosus* daarentegen zijn deze waarden van de drie kopmaten gelijkelijk gegroepeerd.

Dezelfde (evenwichts-) configuratie vinden wij echter eveneens terug in het derde stadium van *wilverthi*, dus bij de werkster media. Deze fase maakt verreweg het grootste gedeelte uit van een *wilverthi* kolonie (70-80 %). Zij vertegenwoordigen tevens de meest stabiele werkstervorm.

Deze V-vorm duidt op een evenwichtstoestand, die tussen de drie kopmaten heerst. Bij de werkster minor en minima, evenals bij de werkster maior is dit evenwicht verbroken en neemt één van de drie maten, geheel verschillend t.o.v. de twee anderen toe.

De werkster media is slechts één van de vier fasen, waaronder een werkster van *wilverthi* in de trekmiere populatie kan voorkomen. Op grond van het voorafgaande mogen wij echter zeggen, dat zij de voornaamste fase is. Niet alleen is dit stadium het rijkste vertegenwoordigd (70 tot 80 % van de totale nestbevolking), maar ook door de evenwichtstoestand in de toename van de kopmaten, is dit stadium morfologisch het meest stabiele.

### C. — TAXONOMISCHE GEVOLGTREKKING

Taxonomisch lijkt ons deze conclusie niet zonder belang. Tot nu toe werd de systematiek der trekmiere voornamelijk — zo niet uitsluitend — gebaseerd op de werkster maior. Doordat deze fase zeer typische eigenschappen vertoont, leek zij ogenschijnlijk de meest voor de hand liggende basis voor het onderscheiden der vormen. Bovendien was men volledig onkundig over de individuele, morfologische fluctuaties, die dit stadium eigen zijn. Verscheidene variëteiten werden zelfs louter en alleen op deze fase gefundeerd (VAN BOVEN, 1953).

Van de andere kant konden wij aantonen, aan de hand van een vergelijkend morfologisch onderzoek op 2578 exemplaren, dat kleur- en sculptuurschakeringen, geen dichotomische waarde hebben. In één en dezelfde kolonie komen regelmatig naast elkaar verschillen in kleur en beharing voor bij een gelijke grootte (RAIGNIER-VAN BOVEN, 1954 en 1955). Eveneens bleek uit ditzelfde onderzoek, dat de ontwikkeling van basaal- en subapicaaltand aan de binnenrand van de kaak, voornamelijk bij de werkster maior zeer wisselvallig was. Een vast schema konden wij nergens vaststellen.

Hieraan kunnen wij thans toevoegen dat de individuele, morfologische fluctuaties van de kopvorm bij de werkster maior voornamelijk te danken zijn aan een „explosieve” allometrische toename van de kopbreedte. Een stabiele kopvorm kan en mag men in dit stadium dus niet verwachten.

Zouden wij daarentegen de taxonomie der trekmiere gronden op fase III, dus op de werkster media, dan zijn de grenzen van de individuele fluctuaties zeer beperkt. De variabiliteit binnen deze fase is zeker niet groter dan die van de inheemse bosmiere, *Formica rufa piniphila*. Met andere woorden het stadium van de werkster media wordt hoofdzakelijk gekenmerkt door een lengtepolymorfisme (4,3 tot 7,3 mm).

Deze zienswijze zal het taxonomisch probleem van de *Anomma*'s niet volledig oplossen, ofschoon de toepassing ervan grote gevolgen zal hebben voor de huidige systematiek van dit subgenus. De species *Dorylus* (*Anomma*) *nigricans* omvat momenteel drie subspecies (nl. *arcens*, *sjöstedti* en *burmeisteri*) en acht variëteiten. Rond *burmeisteri* zijn vijf variëteiten gegroepeerd. Hiervan zijn *rufescens*, *rubellus* en *ornatus* zuiver kleurvarianten, terwijl *terrificus* en *pallidus* alleen te onderscheiden zijn aan de kopvorm van de werkster maior.

Deze werksters zouden, volgens SANTSCHI (1912 en 1923), een iets bredere of minder bredere, een iets donkere of lichtere kop hebben dan *burmeisteri*. De opgesomde kenmerken voor de werkster maior zijn echter niet exclusief en kunnen dat ook niet zijn. Het al of niet terugvinden van één van deze twee variëteiten was dus steeds afhankelijk van het toevallig voorkomen van de een of andere fluctuatie in de steekproef.

Daar de werkster media uit dergelijke kolonies zuivere *burmeisteri* vormen zijn, kunnen wij thans deze variëteiten synoniem verklaren met de subspecies.

## SAMENVATTING

De allometrische en biometrische resultaten gronden op ruim 6100 metingen en hebben betrekking op 691 werksters. Deze werksters behoren tot drie geheel verschillende soorten. Ieder species werd alleen vertegenwoordigd door arbeidsters uit hetzelfde nest.

De statistische uitslagen, die betrekking hebben op de snelheid, berusten op 712 waarnemingen.

### I. — WERKMETHODE

De frequentieverdeling is geen geijkte basis voor de bestudering van het polymorfisme bij mieren : de uni- of multimodaliteit van een frequentieverdeling is bij sterk polymorfe vormen moeilijk te bepalen.

Voor de berekening van de allometrische constante „k” is deze verdeling niet geschikt, daar de extreme waarden slechts spaarzaam vertegenwoordigd zijn. Als uitgangspunt voor de berekening van één of meer constanten, komen alleen in aanmerking de uitgespreide data op dubbel logaritmische schaal.

De middentibia (Ti-2 L.) is de meest aangewezen standaardmaat : zij is gemakkelijk meetbaar, ongevoelig voor uitwendige factoren en zij neemt regelmatig toe met het lengtepolymorfisme.

### II. — DORYLUS (ANOMMA) WILVERTHI EMERY

#### a) *Het trimorfisme*

Het polymorfisme tussen de drie kasten bereikt bij *wilverthi* (in het algemeen bij de *Anomma*'s) zijn maximum. De lengteschaal is zeer groot : 2,3 mm voor de kleinste werkster en 58 mm voor de grootste koningin. Het thoraxvolume is bij de koningin ca 1250 maal groter dan bij de werkster minima, het gastervolume zelfs 16.500 maal groter.

Naast een maximaal lengtepolymorfisme vinden wij tevens een vormpolymorfisme tussen werksters en wijfjes (kopvorm, voorhoofdsgraeve, spriet en petiolus). Dit laatste is normaal tussen werksters of wijfjes en mannetjes, maar uitzonderlijk tussen de arbeidsters en de koninginnen.

De kopindex (K.I.) is bij de werksters steeds kleiner dan 100, bij de wijfjes en mannetjes veel groter dan 100 (130-146).

#### b) *Polymorfisme van de werksterkaste*

De toename van de scapuslengte (Sc.L.) t.o.v. de middentibia is difasisch. De koplengte (K.L.) en kopbreedte (K.B.) vertonen een vierfasische allometrie, de petioluslengte (Pe.L.) en petiolusbreedte (Pe.B.) een drie fasische.

Tussen de middentibia-lengte (Y) en de lichaamslengte (X) bestaat een positieve correlatie ( $r = 0,95$  en  $Y = 3,725 X + 0,84$ ).

### 1. Scapuslengte

In de eerste fase is de allometrische toename van de scapuslengte positief ( $k = 1,20$ ), in de tweede fase daarentegen negatief ( $k = 0,73$ ).

Het kritisch punt is gelegen bij een lichaamslengte van 4,3 mm. Dit punt valt samen met het eerste kritische punt van de twee petiolusmaten en met het tweede van de kopmaten.

De overgang van positieve naar negatieve allometrie valt samen met een verandering in het aantal sprietleedjes.

De verhouding kopbreedte/scapuslengte (K.B./Sc.L.) vertoont een U vormig verloop. Deze vorm hangt voornamelijk samen met de difasische allometrie van de scapuslengte.

De verhouding scapuslengte/petioluslengte (Sc.L./Pe.L.) vertoont het omgekeerde van bovengenoemde verhouding. Ook deze vorm is voornamelijk te wijten aan de difasische toename van de scapuslengte.

### 2. Koplengte en kopbreedte

De gebroken rechte van de twee kopmaten bezit drie kritische punten. Deze drie knikken vertegenwoordigen een objectieve verandering in de toename, zoals statistisch kon worden aangetoond ( $P$  kleiner dan 0,01).

De allometrie is in de drie eerste fasen negatief, positief in de vierde fase. In dit laatste stadium neemt de breedte meer positief toe dan de koplengte ( $k = 1,48$  voor de breedte en 1,13 voor de lengte).

De kopindex (K.I.) neemt toe, naarmate de lichaamslengte groter wordt (van 67-93). Deze toename stijgt langzaam in de twee eerste fasen, sneller in fase drie en vier.

De overgang van fase I naar fase II coïncideert met een vermeerdering van het aantal sprietleedjes (van 7-8 tot 9-10). Eenmaal het tweede kritische punt voorbij (= 4,3 mm lichaamslengte), blijft het aantal zweepleedjes constant.

### 3. Petioluslengte en petiolusbreedte

De gebroken rechte van de twee petiolusmaten vertoont twee kritische punten. Deze twee punten vertegenwoordigen een objectieve verandering in de toename, zoals statistisch kon worden aangetoond ( $P$  kleiner dan 0,01).

In de twee eerste fasen constateren wij negatieve allometrie, in de derde fase positieve allometrie. De overgang van negatieve naar positieve allometrie is voor de breedte het grootst ( $k = 1,13$  voor lengte en breedte).

De petiolusindex (Pe.I.) neemt af — in tegenstelling met de kopindex — naarmate de lichaamslengte groter wordt. In de eerste fase verloopt deze vermindering snel, meer gematigd is de daling in de tweede fase, terwijl in het derde stadium de waarde van de index oscilleert rond 68-70.

### 4. De vier fasen

Daar de allometrische toename van al de beschouwde maten nooit discontinuïteit vertoont, bezit *Dorylus* (*Anomma*) *wilverthi* slechts één werksterkaste.

Op grond van de allometrie van de twee kopmaten, onderscheiden wij in deze werksterkaste vier fasen : werkster minima, minor, media en maior.

Ieder van deze fasen bezit een bepaald lengtebereik en bepaalde morfologische kenmerken.

De scapusindex (Sc.I.) is steeds groter dan 20 bij de werkster minima, maar kleiner dan 20 in de drie andere stadia.

De sprietzweep bezit slechts 7 tot 8 leedjes bij de werkster minima, 9 tot 10 bij de werkster minor, terwijl de zweep steeds tienledig is bij de werkster media en maior.

De morfologische kenmerken van de kopvorm fluctueren het geringst bij de werkster media, het meest bij de werkster maior („explosieve” toename van de kopbreedte).

Op grond van een allometrische evenwichtstoestand van de drie kopmaten bij de werkster media, is deze fase bij de *Anomma*'s de meest geijkte basis voor een verantwoorde revisie van het subgenus.

De trofogene verklaring van het polymorfisme in deze werksterkaste, lijkt ons de meest aannemelijke.

## III. — FORMICA (FORMICA) RUFA PINIPHILA SCHENCK

### a) Het trimorfisme

De lengteschaal tussen de drie kasten bedraagt 4,5 tot 12,7 mm. Het volume van de thorax is bij de koningin 24 maal groter dan bij de

kleinste werkster en slechts 4 maal groter dan bij de grootste werkster.

Zoals bij de mannetjes, steken bij de wijfjes en eveneens alleen bij de allerkleinste morfen de facetogen buiten de kopzijranden uit. De verhouding kopbreedte/oogafstand (K.B./O.A.) is het kleinst bij de koninginnen en bij de kleinste werksters.

De kopindex (K.I.) is steeds kleiner dan 100 bij de werksters en wijfjes en groter dan 100 bij de mannetjes.

#### b) *Polymorfisme van de werksterkaste*

Tussen de middentibia-lengte (X) en de lichaamslengte (Y) bestaat een positieve correlatie ( $r = 0,91$  en  $Y = 3,75 X + 0,70$ ).

De toename van de koplengte (K.L.) kopbreedte (K.B.), scapuslengte (Sc.L.), afstand tussen de ogen (O.A.), evenals van de voor- en achtertibia is monofasisch.

Koplengte ( $k = 0,88$ ) en scapuslengte ( $k = 0,90$ ) vertonen een negatieve allometrie, de overige maten nemen isometrisch toe.

Vanwege de monofasische allometrie van de kopmaten, bestaat er maar één werksterkaste, waarvan de werksters feitelijk alleen onderling verschillen in lengte (lengtepolymorfisme).

De kop wordt korter naarmate de werksters groter worden. De verandering van de kopvorm is dus niet te wijten aan de kopbreedte.

De verhouding kopbreedte/scapuslengte (K.B./Sc.L.) neemt toe en de verhouding scapuslengte/oogafstand (Sc.L./O.A.) neemt af, met de toename van het lengtepolymorfisme.

De kopindex (K.I.) neemt geleidelijk toe met de lengte van 86 tot 94.

### IV. — LASIUS (DENDROLASIUS) FULIGINOSUS LATREILLE

#### a) *Het trimorfisme*

Het polymorfisme tussen de drie kasten is zeer gering. De lengteschaal is niet groter dan 4 tot 6,5 mm. Het volume van de thorax is bij koningin 5,6-9,4 maal groter dan bij de werksters. Het volume van de thorax van de grootste werkster is 1,7 maal groter dan dat van de kleinste.

De kopindex (K.I.) is bij de werkster over het algemeen kleiner dan 100, bij de koninginnen en bij de mannetjes steeds groter dan 100.

#### b) *Polymorfisme van de werksterkaste*

De koplengte (K.L.), kopbreedte (K.B.), scapuslengte (Sc.L.), oogafstand (O.A.), pronotumbreedte (Pr.B.), evenals de voor- en achtertibia, nemen monofasisch toe t.o.v. de middentibia.

De koplengte ( $k = 0,93$ ), scapuslengte ( $k = 0,86$ ) en pronotumbreedte ( $k = 0,87$ ) vertonen een negatieve allometrie, de overige maten nemen isometrisch of zwak positief toe.

De werksters van *fuliginosus* zijn monomorf niet alleen in lengte, maar ook in vorm.

Evenals bij *piniphila*, neemt de verhouding kopbreedte/scapuslengte (K.B./Sc.L.) toe en de verhouding scapuslengte/oogafstand (Sc.L./O.A.) af, met het lengtepolymorfisme.

De kopindex (K.I.) oscilleert rond 98; alleen bij de kleinste morfen is zijn gemiddelde waarde iets lager (96).

De keuze van de pronotumbreedte als basismaat (WILSON, 1953), lijkt ons minder geschikt.

## V. — DE SNELHEID

De gemiddelde (horizontale) snelheid van *Formica rufa piniphila* bedraagt 5,92 cm per seconde of 213 meter per uur (340 waarnemingen). Tussen luchttemperatuur ( $t$ ) en snelheid ( $X$ ) bestaat een rechtlijnige, positieve correlatie ( $r = 0,83$  en  $Y = -0,70 + 0,30 t$ ).

De verticale snelheid van *Lasius fuliginosus* bedraagt 1,84 cm per seconde of 66 meter per uur (280 waarnemingen). Het verschil tussen de klimsnelheid (1,73 cm per seconde) en daalsnelheid (1,93 cm per seconde) kan statistisch worden aangetoond ( $P$  kleiner dan 0,01).

De verticale snelheid van *Formica fusca* bedraagt 4,28 cm per seconde of 154 meter per uur (92 waarnemingen). Het verschil tussen de klimsnelheid (4,15 cm per seconde) en daalsnelheid (4,37 cm per seconde) is bij deze soort statistisch verre van zeker.



## R É S U M É

Les résultats allométriques et biométriques sont basés sur plus de 6.100 mensurations et englobent 691 ouvrières. Ces exemplaires appartiennent à trois espèces différentes. Chaque espèce est représentée par des ouvrières du même nid.

Les données statistiques concernant la vitesse de déplacement sont fondées sur 712 observations.

### I. — MÉTHODE D'ÉTUDE

Dans l'étude du polymorphisme des Formicides, on ne peut partir de la courbe de fréquence. Il est en effet difficile de déterminer chez les espèces à polymorphisme prononcé, si la distribution est simple et homogène ou plurimodale.

Pour calculer la constante allométrique, le polygone de fréquence n'est pas la base indiquée, la fréquence étant très réduite dans les classes des valeurs extrêmes. Les données expérimentales réparties en coordonnées logarithmiques forment le seul point de départ pour le calcul de la constante allométrique.

La longueur du tibia de la patte II est l'étalon le plus apte. Elle se mesure facilement, elle est moins susceptible de subir l'influence de facteurs extérieurs et elle augmente très régulièrement avec le polymorphisme de la taille.

### II. — DORYLUS (ANOMMA) WILVERTHI EMERY

#### a) *Le trimorphisme*

Le polymorphisme entre les trois castes atteint chez *wilverthi* (et généralement chez les *Anomma*) son maximum. La gamme des tailles est très étendue : 2,8 mm pour l'ouvrière la plus petite et 5,8 mm pour la plus grande reine. Le volume du thorax de la reine est environ 1.250 fois plus grand que celui de l'ouvrière minima, le volume du gastre est même 16.500 fois plus grand.

Outre le polymorphisme maximum de la taille, *wilverthi* comporte un polymorphisme de forme entre ouvrières et femelles (la capsule céphalique,

le sillon frontal, l'antenne et le pétiole). Le même polymorphisme se rencontre normalement chez toutes les fourmis, entre ouvrières et femelles d'une part et mâles d'autre part, mais exceptionnellement entre neutres et reines.

Chez toutes les morphes, l'indice céphalique (K.I.) (12) n'atteint jamais 100; chez les femelles et les mâles, il dépasse toujours 100 (130-146).

#### b) *Le polymorphisme de la caste des ouvrières*

L'allométrie de la longueur du scape (Sc.L.) par rapport à la longueur du tibia II (Ti-2 L.) est diphasique. La longueur de la tête (K.L.) et la largeur de la tête (K.B.) montrent une allométrie à quatre phases; la longueur du pétiole (Pe.L.) et la largeur du pétiole (Pe.B.) montrent une allométrie à trois stades.

Il existe une corrélation positive ( $r = 0,95$  et  $Y = 3,725 X + 0,84$ ) entre la longueur du corps (X) et la longueur du tibia II (Y).

#### 1. Longueur du scape

Dans la première phase l'allométrie de la longueur du scape est positive ( $k = 1,20$ ), dans la deuxième elle est négative ( $k = 0,73$ ).

Le point critique correspond à une longueur du corps de 4,3 mm. Ce point coïncide avec le premier point critique de l'allométrie du pétiole et avec le deuxième point critique de l'accroissement de la tête.

La transition de l'allométrie positive à l'allométrie négative coïncide avec un changement dans le nombre des articles du funicule.

Le rapport entre la largeur de la tête et la longueur du scape (K.B./Sc.L.) s'exprime par une courbe en forme de U (la valeur maximale se rencontre chez les grandes et les petites morphes). Cette forme est étroitement liée à l'allométrie diphasique du scape.

Le rapport entre la longueur du scape et la longueur du pétiole (Sc.L./Pe.L.) présente l'inverse du rapport précédent. Cette forme est également liée à l'allométrie diphasique du scape.

#### 2. Longueur de la tête et largeur de la tête

La ligne polygonale correspondant à l'allométrie de la capsule céphalique se compose d'une succession de quatre tronçons de droites. Les trois points critiques ont bien une existence objective, comme nous avons pu le montrer statistiquement (P plus petit que 0,01).

---

(12) Nous notons entre parenthèses les abréviations néerlandaises que nous avons employées au cours de notre étude.

L'allométrie est négative dans les trois premières phases et positive dans la quatrième. Dans la dernière, l'accroissement est plus grand pour la largeur que pour la longueur ( $k = 1,48$  pour la largeur et  $1,13$  pour la longueur).

L'indice céphalique (K.I.) augmente de 67 à 93 avec l'augmentation de la taille. Cet accroissement monte lentement dans les deux premières phases, plus vite dans les deux dernières.

La transition de la phase I à II coïncide avec une augmentation du nombre des articles du funicule (de 7 à 8 jusqu'à 9 à 10). Ce nombre reste constant après le deuxième point critique ( $= 4,3$  mm taille).

### 3. Longueur du pétiole et largeur du pétiole

La courbe d'allométrie de la longueur et de la largeur du pétiole présente deux points critiques. Ces deux points ont bien une existence objective, comme nous avons pu le montrer (P plus petit que 0,01).

Dans les deux premières phases, l'allométrie est négative, dans la troisième positive. L'allométrie positive est plus grande pour la largeur que pour la longueur ( $k = 1,13$  pour la longueur et la largeur).

L'indice du pétiole (Pe.I.) diminue avec l'accroissement de la taille. Dans la première phase, l'indice baisse rapidement, plus modérément dans la deuxième, tandis que dans la troisième phase la valeur de l'indice oscille entre 68 et 70.

### 4. Les quatre phases

*Dorylus (Anomma) wilverthi* ne possède qu'une seule caste d'ouvrières. Ceci ressort de toutes les courbes d'allométrie, qui ne présentent jamais de discontinuité.

L'allométrie de la longueur et de la largeur de la tête nous permet de distinguer quatre phases : ouvrières minima, minor, media et maior.

Chacun de ces stades possède une taille déterminée et des caractères morphologiques nets.

L'indice du scape (Sc.I.) dépasse toujours 20 chez l'ouvrière minima; il est plus petit que 20 dans les trois autres stades.

Le funicule de l'antenne ne possède que 7 à 8 articles chez l'ouvrière minima, 9 à 10 chez l'ouvrière minor, tandis que les neutres media et maior ont toujours une antenne de 10 articles.

Les caractères morphologiques de la capsule céphalique ne varient que très peu chez les ouvrières media. Par contre les fluctuations individuelles sont très fortes chez les ouvrières maior (allométrie „explosive” de la largeur de la tête).

L'ouvrière media fournit la base apte pour une révision du sous-

genre *Anomma*, du fait que les trois dimensions de la tête présentent un état d'équilibre allométrique.

L'explication trophogénétique du polymorphisme dans cette caste d'ouvrières nous paraît la plus plausible.

### III. — FORMICA (FORMICA) RUFA PINIPHILA SCHENCK

#### a) *Le trimorphisme*

La taille varie de 4,5-12,7 mm. Le volume du thorax de la reine est 24 fois plus grand que celui de l'ouvrière la plus petite, et seulement 4 fois plus grand que celui de l'ouvrière la plus grande.

Chez les femelles et même chez les ouvrières les plus petites, les yeux à facettes débordent sur les côtés de la tête. Le rapport entre la largeur de la tête et la distance entre les yeux composés (K.B./O.A.) est le plus petit chez les reines et chez les petites ouvrières.

L'indice céphalique (K.I.) est toujours inférieur à 100 chez les neutres et les femelles, supérieur à 100 chez les mâles.

#### b) *Le polymorphisme de la caste des ouvrières*

Il existe une corrélation positive ( $r = 0,91$  et  $Y = 3,75 X + 0,70$ ) entre la longueur du tibia II (X) et la taille (Y).

La croissance allométrique de la longueur (K.L.) et de la largeur de la tête (K.B.), de la longueur du scape (Sc.L.), de la distance entre les yeux composés (O.A.), de même que de la longueur du tibia I et III est, en fonction du tibia II, monophasique.

La longueur de la tête et du scape montrent une allométrie négative ( $k = 0,88$  et  $0,90$ ). Il y a isométrie pour les autres dimensions.

L'allométrie des dimensions de la tête étant monophasique, il n'y a qu'une seule caste d'ouvrières, qui ne diffèrent que par la taille (polymorphisme de taille).

Quand la taille augmente, la tête devient plus courte. Par conséquent le changement de forme de la capsule céphalique ne provient pas de la largeur de la tête.

Le rapport entre la largeur de la tête et la longueur du scape (K.B./Sc.L.) augmente et le rapport entre la longueur du scape et la distance entre les yeux composés (Sc.L./O.A.) diminue avec l'accroissement du polymorphisme de la taille.

L'indice céphalique (K.I.) augmente avec la longueur du corps de 86 à 94.

#### IV. — LASIUS (DENDROLASIUS) FULIGINOSUS LATREILLE

##### a) *Le trimorphisme*

Le polymorphisme entre les trois castes est restreint. La gamme des tailles s'étend de 4 à 6,5 mm. Le volume du thorax de la reine est 6 à 9 fois plus grand que celui des ouvrières.

Chez les neutres, l'indice céphalique (K.I.) ne dépasse généralement pas 100; chez les femelles et les mâles il dépasse toujours 100.

##### b) *Le polymorphisme de la caste des ouvrières*

La longueur (K.L.) et la largeur (K.B.) de la tête, la longueur du scape (Sc.L.), la distance entre les yeux composés (O.A.), la largeur du pronotum (Pr.B.), de même que la longueur du tibia I et III présentent, en fonction du tibia II, une allométrie monophasique.

Pour la longueur de la tête ( $k = 0,93$ ), la longueur du scape ( $k = 0,86$ ), et la largeur du pronotum ( $k = 0,87$ ), l'allométrie est négative; pour les autres dimensions, l'accroissement est isométrique ou légèrement positif.

Les ouvrières du *fuliginosus* sont monomorphes non seulement dans leur taille, mais encore dans leur forme.

Comme chez *piniphila*, le rapport entre la largeur de la tête et la longueur du scape (K.B./Sc.L.) augmente avec l'accroissement de la taille, tandis que le rapport entre la longueur du scape et la distance entre les yeux à facettes (Sc.L./O.A.) diminue.

L'indice céphalique (K.I.) oscille autour de 98, excepté chez les petites ouvrières où la valeur moyenne est légèrement inférieure (96).

A l'encontre de WILSON (1953), la largeur du pronotum ne nous paraît pas convenir comme étalon.

#### V. — VITESSE DE DÉPLACEMENT

La vitesse moyenne (horizontale) de *Formica rufa piniphila* est de 5,92 cm par seconde ou 213 mètres à l'heure (340 observations). Nous avons constaté une corrélation positive ( $r = 0,83$  et  $Y = -0,70 + 0,30 t$ ) entre la vitesse de déplacement (X) et la température de l'air (t).

La vitesse moyenne et verticale de *Lasius fuliginosus* est de 1,84 cm par seconde ou 66 mètres à l'heure (280 observations). Il a une différence statistique (P plus petit que 0,01) entre la vitesse de la montée (1,73 cm par seconde) et la vitesse de la descente (1,93 cm par seconde).

La vitesse moyenne et verticale de *Formica fusca* est de 4,15 cm par seconde ou 154 mètres à l'heure (92 observations). Il n'y a pas une différence statistique nette entre la vitesse de la montée (4,15 cm par seconde) et la vitesse de la descente (4,37 cm par seconde).

## A A N H A N G S E L

### GEGEVENS BETREFFENDE HET ONDERZOCHE MATERIAAL

#### 1. *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery

Al de onderzochte werksters van *wilverthi* maken deel uit van de collectie RAIGNIER-VAN BOVEN, Congo expeditie 1949-1950. Zij werden verzameld uit kolonie *Dorylus* I, Yangambi, Belgisch Congo, op de volgende tijdstippen :

- Serie L- 6-49-Ao : Coll. C 615, DOR. I A, 1/VI/1949  
Steekproef uit een rooftocht (30 werksters).
- Serie L- 7-49-A : DOR. I C, 2/VII/1949, coll. van Boven 913 C  
De volledige steekproef uit een rooftocht (180-185 werksters).
- Serie L- 7-49-C : DOR. I E, 26/VII/1949  
Straatmonster uit een rooftocht (1 werkster).
- Serie L- 7-49-D : DOR. I E, 30/VII/1949  
Straatmonster uit een rooftocht (4 werksters).
- Serie L- 8-49-A : DOR. I E, 4/VIII/1949  
Straatmonster uit een rooftocht (3 werksters).
- Serie L- 8-49-B : DOR. I F, 29/VIII/1949  
Straatmonster uit een rooftocht (4 werksters).
- Serie L-10-49-A : Coll. C 1290, DOR. I G naar I H, 14/X/1949  
Steekproef uit een exodus van nest G naar nest H (14 werksters).
- Serie L-11-49-A : Coll. C 1686, DOR. I I naar I J, 16/XI/1949  
Broedmonster uit exodus van nest I naar nest J (49 werksters).

#### 2. *Formica (Formica) rufa piniphila* Schenck

De werksters, waaraan de metingen werden uitgevoerd zijn opgenomen in onze collectie en stammen uit nest *Piniphila* I, St. Elisabeth, Heythuizen, Nederland. Op één van de hoofdstraten van ditzelfde nest werden eveneens de waarnemingen over de loopsnelheid genoteerd. Onze gegevens hebben betrekking op de onderstaande series.

- Serie V-7-50-A t/m I : coll. van Boven 372, 18/VII tot 28/VII/1950  
Dagelijkse steekproeven uit de hoofdstraat van nest PIN. I.  
Nadat de werksters één meter hadden doorlopen, werden zij opgezogen (273 werksters en 273 snelheidswaarnemingen).

- Serie V-8-51-A t/m E : 3/VIII tot 9/VIII/1951  
Dagelijkse snelheidswaarnemingen op de hoofdstraat van nest PIN. I (71 waarnemingen).
- Serie L-6-55-A : Coll. van Boven 1016 A, 29/VI/1955  
Steekproef uit nest PIN. I (20 werksters).
- Serie L-4-56-A : Coll. van Boven 1051, 12/IV/1956  
Steekproef uit nest PIN. I (22 werksters).

### 3. *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* Latreille

De waarnemingen over de verticale klim- en daal-snelheid van *fuliginosus* hebben betrekking op nest *Fuliginosus* II, St. Elisabeth, Heythuizen, Nederland. Uit ditzelfde nest stammen eveneens enkele steekproeven, waaraan de metingen voor ons allometrisch onderzoek werden verricht. De data van dit nest zijn de volgende :

- Serie V-7-53-B : 27/VII/1953  
Snelheidswaarnemingen gedurende de middag (44 waarnemingen).
- Serie V-7-53-C : 28/VII/1953  
Snelheidswaarnemingen gedurende de middag en avond (56 waarnemingen).
- Serie V-8-54-A : Coll. van Boven 1000, nachtcyclus van 7 op 8/VIII/1954  
Snelheidsmetingen gedurende de nacht van 23.00 tot 5.00 uur. Nadat de werksters één meter verticaal hadden doorlopen, werden zij opgezogen (50 waarnemingen en 47 werksters).
- Serie V-8-54-B : 16/VIII/1954  
Snelheidswaarnemingen gedurende de middag (25 waarnemingen).
- Serie V-9-54-A : 4/IX/1954  
Snelheidswaarnemingen gedurende de avond van 17.00 tot 21.00 uur (60 waarnemingen).
- Serie V-7-55-A : Coll. van Boven 1044, 7/VII/1955  
Snelheidswaarnemingen gedurende de middag en avond. Nadat de werksters één meter verticaal hadden doorlopen werden zij opgezogen (25 waarnemingen en 24 werksters).
- Serie V-7-55-B : Coll. van Boven 1045, 8/VII/1955  
Snelheidswaarnemingen in de namiddag. Nadat de werksters één meter verticaal hadden doorlopen, werden zij opgezogen (20 waarnemingen en 20 werksters).

### 4. *Formica (Serviformica) fusca* Auct.

De gegevens over de verticale snelheid van *fusca* berusten op waarnemingen, die plaats vonden bij een nest te St. Elisabeth, Heythuizen, Nederland.

- Serie V-7-53-A : 27/VII/1953  
Snelheidswaarnemingen gedurende de middag (20 waarnemingen).

- Serie V-7-53-D : 29/VII/1953  
Snelheidswaarnemingen gedurende de morgen (42 waarnemingen).  
Serie V-7-53-E : 31/VII/1953  
Snelheidswaarnemingen gedurende de morgen (18 waarnemingen).  
Serie V-8-53-A : 1/VIII/1953  
Snelheidswaarnemingen gedurende de morgen (12 waarnemingen).

## L I T E R A T U U R

- ADLERZ, G., 1886, Myrmecologische Studien II.  
Bihang K. Svenska Vet. Akad. Handl.,  
XI, pag. 1-329, 7 pl.
- ANDRÉ, E., 1881, Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie,  
Les fourmis, II, 438 pp., XXV pl.
- ARNOLDI, K. W., 1926, Studien über die Variabilität der Ameisen, I. Die ökolo-  
gische und die Familienvariabilität von *Cardiocondyla*  
*stambulowi* For.  
Zeitschr. f. Morphol. u. Oekol. d. Tiere, 7, pag.  
254-278, 11 fig.
- ARNOLDI, K. W., 1928a, Studien über die Systematik der Ameisen, I.  
Allgemeiner Teil.  
Zool. Anz. 75, pag. 123-137.
- ARNOLDI, K. W., 1928b, Studien über Systematik der Ameisen, II.  
*Stenamma* Westwood.  
Zool. Anz., 75, pag. 199-215, 6 fig., 2 tab.
- ARNOLDI, K. W., 1928c, Studien über die Systematik der Ameisen, III.  
*Rossomyrmex*. Neue Gattung der Ameisen und ihre  
Beziehungen zu den anderen Gattungen der *Formicidae*.  
Zool. Anz., 75, pag. 299-310, 12 fig., 3 tab.
- BERNARD, F., 1952, Le polymorphisme social et son déterminisme chez  
les Fourmis.  
Colloq. int. Centr. Nat. Rech. Sci., Paris, 34, pag. 123-  
140.
- BETREM, J. G., 1926, De mierenfauna van Meyendel.  
De Levende Natuur, XXXI, pag. 211-220, 12 fig.
- BETREM, J. G., 1953, Enkele opmerkingen omtrent de soorten van de *For-*  
*mica rufa*-groep (Hym.).  
Entom. Ber., 14, pag. 322-326.
- BONDROIT, J., 1909, Les fourmis de Belgique.  
Ann. Soc. Ent. Belgique, LIII, pag. 479-500.
- BONDROIT, J., 1912, Fourmis des Hautes-Fagnes.  
Ann. Soc. Ent. Belgique, LVI, pag. 351-352.
- BONDROIT, J., 1918, Les fourmis de France et de Belgique.  
Ann. Soc. Ent. France, LXXXVIII, 174 pp., 83 fig.
- BOVEN, J., VAN, 1949, Varia myrmecologica 1945-1946.  
Natuurhist. Maandblad, 38, pag. 88-91, 2 fig.
- BOVEN, J., VAN, 1953, Populatie physiologie en variabiliteit binnen het  
subgenus *Anomma* en haar terugslag op de taxonomie  
(Hym. Form.)  
Licentiaatsthesis Univ. Leuven, 200 pp., 39 fig.



- BUCKINGHAM, E. N., 1911, Division of labor among Ants.  
Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 46, pag. 423-507.
- BRUN, R., 1914, Die Raumorientierung der Ameisen.  
Jena.
- COHIC, F., 1948, Observations morphologiques et écologiques sur  
*Dorylus (Anomma) nigricans* Illiger (Hym. Form.)  
Rev. Franç. Ent., XIV, Fasc. 3 (Suppl.) pag. 229-276,  
56 fig.
- DIXEY, L. R. & 1934, Heterogony in *Messor barbarus* L. var. *capitatus* Latreille.  
GARDINER, P. C., Ann. Mag. Nat. Hist., XIII, pag. 619-627, 3 fig., 2 tab.
- DONISTHORPE, H., 1909, Myrmecophilous notes for 1909.  
Ent. Rec. London, 21, pag. 257-259.
- DONISTHORPE, H., 1927, British Ants, their life-history and classification.  
London, Ed. 2.
- EIDMANN, H., 1931, Die Koloniegründung von *Lasius flavus* F. nebst  
weiteren Untersuchungen über die Koloniegründung  
der Ameisen.  
Biol. Zentrbl., 51, pag. 657-677.
- EMERY, C., 1894, Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes  
bei den Ameisen.  
Biol. Zentrbl., 14, pag. 53-59.
- EMERY, C., 1895, Die Gattung *Dorylus* Fabr. und die systematische  
Eintheilung der Formiciden.  
Zool. Jahrb. Syst., VIII, pag. 686-778, 40 fig., 3 pl.
- EMERY, C., 1896, Le polymorphisme des Fourmis et la castration alimen-  
taire.  
C.R. 3. Cong. Int. Zool., pag. 395-410.
- EMERY, C., 1899, Fourmis d'Afrique.  
Ann. Soc. Ent. Belgique, XLIII, pag. 459-504, 13 fig.
- EMERY, C., 1901, Studi sul polimorfismo e la Metamorfosi nel genere  
„*Dorylus*“.  
Mem. Acc. Sc. Bologna, 5, IX, pag. 413-433 2 pl.
- EMERY, C., 1904, Zur Kenntniss des Polymorphismus der Ameisen.  
Zool. Jahrb. Suppl., VII, pag. 587-610, 9 fig.
- EMERY, C., 1909, Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarkt-  
ischen Faunengebietes (Hym.), VII, *Formica* (Linné)  
Mayr sensu str.  
Deutsch. Ent. Zeitschr., pag. 179-204, 16 fig.
- EMERY, C., 1915, Hymenoptera - *Formicidae*,  
In Fauna Entomologica Italiana, I.  
Bull. Soc. Ent. Italiana, XLVII, pag. 76-275, 92 fig.
- EMERY, C., 1925, Subfam. *Formicinae* (Hym. Form.),  
In WIJTSMAN, P., Genera Insectorum, fasc. 183,  
pag. 251-255.
- EMERY, C. & 1879, Catalogue des Formicides d'Europe.  
FOREL, A., Mitth. Schweiz. Ent. Gesell., 5, pag. 441-481.
- ESCHERICH, K., 1917, Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise.  
Braunschweig, Ed. 2.
- FABRICIUS, J. C., 1787, Mantissa Insectorum, I.  
Hafniae, Proft, pag. 313.

- FABRICIUS, J. C., 1793, Entomologia systematica emendata et aucta, II. Hafniae, Proft, pag. 365.
- FOREL, A., 1874, Les Fourmis de la Suisse. Nouv. Mém. Soc. Helv. Sc. Nat. Zurich (= N. Denkschr. allg. Schweiz. Ges. ges. Naturw. Zürich), 26, 447 pp. en 2 pl.
- FOREL, A., 1894, Ueber den Polymorphismus und Ergatomorphismus der Ameisen. Verh. Gesell. Deutsch. Naturf., 66, pag. 142-147.
- FOREL, A., 1904a, Fourmis du Musée de Bruxelles. Ann. Soc. Ent. Belgique, XLVIII, pag. 168-177.
- FOREL, A., 1904b, Ueber Polymorphismus und Variation bei den Ameisen. Zool. Jahrb. Suppl., VII, pag. 571-586.
- FOREL, A., 1909, Fourmis du Musée de Bruxelles. Fourmis de Benguela récoltées par M. CREIGHTON-WELLMAN et Fourmis du Congo récoltées par M.M. LUJA, KOHL et LAURENT. Ann. Soc. Ent. Belgique, LIII, pag. 51-73.
- FOREL, A., 1910, Das Sinnesleben der Insekten. München.
- FOREL, A., 1915, Die Ameisen der Schweiz. In Fauna Insect. Helvet. Hym. Form. Beil. Mitt. Schweiz. Ent. Ges., XII, pag. 56-59.
- FOREL, A., 1916, Fourmis du Congo et d'autres provinces, récoltées par M. M. HERMANN KOHL, LUJA et MAYNÉ etc. Rev. Suis. Zool., XXIV, pag. 397-460.
- GOETSCH, W., 1930, Beiträge zur Biologie körnersammelnder Ameisen, II Teil. Zeitschr. f. Morphol. u. Oekol. d. Tiere, 16, pag. 371-452, 21 fig.
- GOETSCH, W., 1940, Vergleichende Biologie der Insecten-Staaten. Leipzig.
- GOETSCH, W., 1947, Der Einfluss von Vitamin T auf Gestalt und auf Gewohnheiten von Insekten. Oesterr. Zool. Zeitschr., I, pag. 193-274, 11 Fig., 27 tab.
- GOETSCH, W., 1953, Die Staaten der Ameisen. DI 33, Verständliche Wissenschaft. Berlin, Göttingen, Heidelberg, 2de druk.
- GOESSWALD, K., 1938, Ueber bisher unbekannte, durch den Parasitismus der Mermithiden (Nemat.) verursachte Formveränderungen bei Ameisen. Zeitschr. f. Parasitenkunde, X, pag. 138-152, 5 fig.
- GOESSWALD, K., 1941, Rassenstudien an der roten Waldameise *Formica rufa* L. auf systematischer, ökologischer, physiologischer und biologischer Grundlage. Zeitschr. f. angew. Ent., XXVIII, pag. 62-124.
- GOESSWALD, K., 1951a, Zur Biologie, Oekologie und Morphologie einer neuen Varietät der kleinen Roten Waldameise : *Formica minor pratensisoides*. Zeitschr. f. angew. Ent., XXXII, pag. 433-457, 4 fig.
- GOESSWALD, K., 1951b, Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene. Lüneburg.

- GOESSWALD, K., 1955, Zur Kastenbestimmung bei Ameisen.  
Rev. Suis. Zool., **62**, pag. 372-386.
- HUXLEY, J. S., 1927, Further Work on Heterogonic Growth.  
Biol. Zentrbl., **47**, pag. 151-163, 5 fig.
- HUXLEY, J. S., 1932, Problems of relative Growth.  
London.
- HUXLEY, J. S. & 1936, Zur Terminologie des relativen Grössenwachstums.  
TEISSIER, G., Biol. Zentrbl., **56**, pag. 381-383.
- JANET, C., 1893, Sur la production des sons chez les fourmis et sur les  
organes qui les produisent.  
Ann. Soc. Ent. France, **62**, pag. 159-169.
- JANET, C., 1894, Sur l'anatomie du pétiole de *Myrmica rubra*.  
Mém. Soc. Zool. France, **7**, pag. 185-203, 6 fig.
- JONGE, H., DE & 1953, Statistische methoden in de psychologie, Dl I, Fun-  
WIELENGA, G., damentele begrippen en technieken.  
Groningen.
- KIIL, V., 1934, Untersuchungen über Arbeitsteilung bei Ameisen  
(*Formica rufa* L., *Camponotus herculeanus* L. und *C. ligniperda* Latr.).  
Biol. Zentrbl., **54**, pag. 114-146, 21 fig., 8 tab.
- LINNAEUS, C., 1764, Mus. Lud. Ubr. Reginae, 5  
Holmiae, pag. 418-419.
- LINNAEUS, C., 1767, Systema naturae, Ed. 13, I, pag. 962.
- MARCUS, H., 1947, Un organo de estridulacion en hormigas y termitas.  
Fol. Universit. Cochabamba, **1**, pag. 39-44, 6 fig.
- MAYR, G., 1855, Formicina austriaca.  
Verh. Zool. Bot. Gesell. Wien, **5**, pag. 273-478, 1 pl.
- MAYR, G., 1861, Die Europäischen Formiciden.  
Wien.
- MAYR, G., 1896, Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna von Kamerun,  
**5**, Formiciden gesammelt von Herrn SJOESTEDT.  
Entom. Tidskrift, pag. 225-256.
- O'ROURKE, F. J., 1947, The climbing rate of the ant *Formica rufa* L. in Switzer-  
land.  
Ent. Rec., London, **59**, pag. 116-117.
- PALENITSCHKO, Z. G., 1927, Zur vergleichende Variabilität der Arten und Kasten  
bei den Ameisen.  
Zeitschr. f. Morphol. u. Oekol. d. Tiere, **9**, pag. 410-436.
- PEARL, R., 1941, Introduction to medical biometry and statistics.  
London, Ed. 3.
- PRICER, J. L., 1908, The life history of the carpenter Ant.  
Biol. Bull., **14**, pag. 177-218, 7 fig.
- RAIGNIER, A. & 1954, Nieuwe onderzoekingen over de Congolese trek-  
BOVEN, J., VAN, mieren.  
Verh. K. Vlaamse Acad. Wetenschap., **44**, pag. 1-168,  
39 fig.
- RAIGNIER, A. & 1955, Etude taxonomique, biologique et biométrique des  
BOVEN, J., VAN, *Dorylus* du sous-genre *Anomma* (Hym. Form).  
Ann. Mus. R. Congo Belge, Tervuren, Nouv. Sér. **2**,  
359 pp., 72 fig., 61 tab.
- ROGER, J., 1861, Die Ponera-artigen Ameisen, Schluz.  
Berlin. Ent. Zeitschr., **V**, pag. 1-54.

- SANTSCHI, F., 1910, Formicides nouveaux ou peu connus du Congo français. Ann. Soc. Ent. France, LXXVIII, pag. 352-354, 2 fig.
- SANTSCHI, F., 1911, Nouvelles fourmis du Congo et du Benguela. Rev. Zool. Afric., I, pag. 204-217.
- SANTSCHI, F., 1912, Fourmis d'Afrique et de Madagascar. Ann. Soc. Ent. Belgique, LVI, pag. 150-167, 20 fig.
- SANTSCHI, F., 1913, Mélanges myrmécologiques. Ann. Soc. Ent. Belgique, LVII, pag. 429-437.
- SANTSCHI, F., 1921, Quelques nouveaux Formicides Africains. Ann. Soc. Ent. Belgique, LXI, pag. 113-122, 3 fig.
- SANTSCHI, F., 1923, Descriptions de nouveaux Formicides éthiopiens et notes diverses I. Rev. Zool. Afric., XI, pag. 259-295.
- SANTSCHI, F., 1930, Descriptions de Formicides éthiopiens V. Bull. Ann. Soc. Ent. Belgique, LXX, pag. 55.
- SANTSCHI, F., 1933, Contribution à l'étude des fourmis de l'Afrique tropicale. Bull. Ann. Soc. Ent. Belgique, LXXIII, pag. 97-98.
- SCHENCK, A., 1852, Beschreibung nassauischer Ameisenarten. Jahrb. Ver. Naturk. Nassau, 8, I, pag. 28-30.
- SHARP, D., 1893, On stridulation in Ants. Trans. Ent. Soc. London, pag. 199-213, Pl. 9.
- SIMPSON, G. G. & ROE, A., 1939, Quantitative Zoology. New-York, London.
- SNEDECOR, G., 1950, Statistical Methods. Iowa, Ed. 4.
- STAERCKE, A., 1944, Determineertabel voor de werksterkaste der Nederlandsche mieren, 2de druk. Nat. Hist. Maandbld, Maastricht, XXXIII, pag. 23-24.
- STITZ, H., 1939, Ameisen oder *Formicidae*. Die Tierwelt Deutschlands 37, Jena, 428 pp., 197 fig.
- STUMPER, R., 1921, Observations sur la genèse d'une piste du *Lasius fuliginosus* (Etudes sur les fourmis, II). Bull. Soc. Ent. Belgique, III, pag. 84-88.
- STUMPER, R., 1950, Etudes myrmécologiques, VIII. Examen chimique et microbiologique de quelque nids de *Lasius fuliginosus* Latr. Arch. Inst. Grand-ducal, Luxembourg, Scienc., 19, pag. 243-250.
- STUMPER, R., 1952, Sur les sécrétions odorantes de quelques fourmis. C.R. Acad. Sci. Paris, 235, pag. 526-528.
- STUMPER, R., 1953, Etudes myrmécologiques, XI-XII. Fourmis luxembourgeoises. A propos du rôle social des sécrétions odorantes chez les fourmis. Bull. Soc. Natur. luxemb., 46, pag. 122-135.
- TEISSIER, G., 1931, Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des insectes. Tr. Stat. Biol. Roscoff, 9, pag. 27-238, 58 fig.
- TEISSIER, G., 1934, Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. Act. Sc. Ind., Paris, 95, 39 pp., 14 fig.
- TEISSIER, G., 1937, Les lois quantitatives de la croissance. Act. Sc. Ind., Paris, 455, 47 pp., 49 fig.

- VERHAGEN, L., 1931, Een schitterend arbeidsveld van de glanzende houtmier. De Levende Natuur, XXXV, pag. 316-321.
- VIEHMEYER, H., 1923, Polymorphismus und Ernährung bei den Ameisen. Arch. f. Naturgesch., 89, Abt. A., pag. 1-12, 5 fig.
- WASMANN, E., 1904, Zur Kenntniss der Gäste der Treiberameisen und ihrer Wirthe am obern Congo. Zool. Jahrb. Abt. Syst., VII, pag. 611-682, 18 fig.
- WASMANN, E., 1909, Zur Kenntniss der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg, III. Arch. Trim. Inst. Grand-ducal, IV, pag. 1-114, pl. III-VII.
- WASMANN, E., 1915, Revision der Gattung *Aenictonia* Wasm. (Col. Staph.). Ent. Mitt. Deutsch. Ent. Mus. Berlin, IV, pag. 26-35, pl. 2.
- WASMANN, E., 1918, Neue Anpassungstypen bei Dorylinengästen Afrikas (Col. Staph.). Zeitschr. Wiss. Zool., CXVII, pag. 257-360, pl. VII-X.
- WEBER, E., 1956, Grundriss der Biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner, Jena, 2de druk.
- WHEELER, W. M., 1908, The polymorphism of Ants. Ann. Ent. Soc. Amer., I, pag. 39-69.
- WHEELER, W. M., 1913, A revision of the Ants of the genus *Formica* (Linné) Mayr. Bull. Mus. Comp. Zool., LIII, pag. 379-565, 10 fig.
- WHEELER, W. M., 1922, Ants of the American Museum Congo Expedition. A contribution to the myrmecology of Africa (Ants of Belgian Congo). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XLV, pag. 727-750.
- WHEELER, W. M., 1926, Ants, their structure, development and behavior. New-York, Ed. 2.
- WILSON, E. O., 1953, The origin and evolution of polymorphism in ants. Quart. Rev. Biol., 28, pag. 136-156, 10 fig.
- WILSON, E. O., 1955, A monographic revision of the ant genus *Lasius*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, 113, 1, pag. 1-201, 2 pl.

## INHOUDS TAFEL

INLEIDING . . . . .	blz. 5
---------------------	-----------

### HOOFDSTUK I

#### DE BIOMETRISCHE EN ALLOMETRISCHE STUDIE VAN HET POLYMORFISME

A. — De biometrische methode . . . . .	9
B. — De allometrische methode . . . . .	10
C. — De nadelen van de frequentieverdeling . . . . .	13
I. De modaliteit van de frequentiecurve . . . . .	13
II. De steekproef in verband met polymorfie . . . . .	19
III. De ongelijke verdeling der data . . . . .	20
D. — De gevolgde methode . . . . .	22
E. — Maten, Verhoudingen en Indexen . . . . .	24

### HOOFDSTUK II

#### *DORYLUS (ANOMMA) WILVERTHI* EMERY

A. — Trimorfisme . . . . .	26
I. Lichaamslengte en volume . . . . .	26
II. De kop . . . . .	27
III. De thorax . . . . .	28
IV. Het abdomen . . . . .	29
B. — Polymorfisme van de werksterkaste . . . . .	30
I. Morfologisch . . . . .	30
a) De kop . . . . .	30
b) De petiolus . . . . .	34
II. Allometrie en biometrie . . . . .	35
a) Scapuslengte . . . . .	36
1. De toename . . . . .	36
2. De allometrische constante . . . . .	38
3. De verhoudingen . . . . .	42

b) Koplengte en kopbreedte . . . . .	44
1. De toename . . . . .	44
2. De allometrische constante . . . . .	47
3. De verhoudingen . . . . .	50
c) Petioluslengte en petiolusbreedte . . . . .	54
1. De toename . . . . .	54
2. De allometrische constante . . . . .	54
3. De verhoudingen . . . . .	57
III. Interpretatie . . . . .	59
a) De werkster minima . . . . .	61
b) De werkster minor . . . . .	67
c) De werkster media . . . . .	68
d) De werkster maior . . . . .	70

### HOOFDSTUK III

#### *FORMICA (FORMICA) RUFA PINIPHILA* SCHENCK

A. — Taxonomie en fysiologie. . . . .	72
I. Systematische oriëntatie . . . . .	72
II. De loopsnelheid . . . . .	75
B. — Trimorfisme . . . . .	80
C. — Polymorfisme van de werksterkaste . . . . .	83
I. Allometrie en biometrie . . . . .	84
a) Koplengte en kopbreedte . . . . .	85
b) Oogafstand en scapuslengte . . . . .	89
c) Voor- en achtertibialengte . . . . .	91
II. Interpretatie . . . . .	93

### HOOFDSTUK IV

#### *LASius (DENDROLASius) FULIGINOSUS* LATREILLE

A. — De klim- en daalsnelheid . . . . .	94
B. — Trimorfisme . . . . .	100
C. — Polymorfisme van de werksterkaste . . . . .	101
I. Allometrie en biometrie . . . . .	101
II. Interpretatie . . . . .	107

## HOOFDSTUK V

### ANALYSE VAN DE VERKREGEN RESULTATEN

A. — Vergelijking tussen de drie bestudeerde vormen . . . .	108
B. — De allometrische evenwichtstoestand bij <i>wilverthi</i> . . . .	109
C. — Taxonomische gevolgtrekking . . . . .	112
SAMENVATTING . . . . .	114
RÉSUMÉ . . . . .	119
AANHANGSEL . . . . .	124
LITERATUUR . . . . .	126